

DIE BEDEUTUNG VON HELLIGKEITS- UND  
FARBKONTRAST BEI DER ERKENNUNG  
UND LOKALISATION DER FUTTERQUELLE  
ANHAND KÜNSTLICHER NAHMARKEN:  
VERHALTENSEXPERIMENTE MIT APIS MELLIFERA

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde  
vorgelegt der  
Philosophischen Fakultät II  
der Universität Zürich

von  
VIOLETTE-VICTORIA PELZER  
von Aarau

Begutachtet von den Herren  
Prof. Dr. R. Wehner  
Zoologisches Institut der Universität Zürich  
Prof. Dr. M. Lindauer  
Zoologisches Institut II der Universität Würzburg

*1906*  
Zürich ~~1985~~  
Zentralstelle der Studentenschaft



DIE BEDEUTUNG VON HELLIGKEITS- UND  
FARBKONTRAST BEI DER ERKENNUNG  
UND LOKALISATION DER FUTTERQUELLE  
ANHAND KÜNSTLICHER NAHMARKEN:  
VERHALTENSEXPERIMENTE MIT APIS MELLIFERA

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde  
vorgelegt der  
Philosophischen Fakultät II  
der Universität Zürich

von  
VIOLETTE-VICTORIA PELZER  
von Aarau

Begutachtet von den Herren  
Prof. Dr. R. Wehner  
Zoologisches Institut der Universität Zürich  
Prof. Dr. M. Lindauer  
Zoologisches Institut II der Universität Würzburg

Zürich 1985  
Zentralstelle der Studentenschaft



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

Herzlich danken möchte ich

Herrn Prof. Dr. Rüdiger Wehner für die Vergabe des Themas, für die Leitung der Arbeit und für viele anregende Diskussionen,

Frau Dr. Miriam Lehrer für ihre dauernde, nie ermüdende Hilfsbereitschaft bei grossen und kleinen Problemen und für die Durchsicht des Manuskripts,

Herrn Robert Sulzer für die gewissenhafte Ausführung des Baus der benötigten Apparaturen und

Herrn Walter Weber für die technische Beratung bei den Video-Aufnahmen.



# INHALTSVERZEICHNIS

|                                                                                                                  |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| I. EINLEITUNG                                                                                                    | 3  |
| II. ERKENNUNGSLEISTUNGEN                                                                                         | 6  |
| 1. Fragestellung                                                                                                 | 6  |
| 2. Material und Methoden                                                                                         | 7  |
| 2.1. Versuchstiere                                                                                               | 7  |
| 2.2. Versuchsassaparatur                                                                                         | 7  |
| 2.3. Nahmarken                                                                                                   | 9  |
| 2.3.1. Türme                                                                                                     | 10 |
| 2.3.2. Farbpapiere                                                                                               | 11 |
| 2.3.3. Berechnung des Farb- und Helligkeits-<br>kontrastes                                                       | 16 |
| 2.4. Versuchsablauf                                                                                              | 17 |
| 2.4.1. Dressursituation                                                                                          | 19 |
| 2.4.2. Dressur                                                                                                   | 19 |
| 2.4.3. Belohnungsprotokoll                                                                                       | 20 |
| 2.4.4. Tests                                                                                                     | 20 |
| 2.5. Suchverhalten der Bienen: Testprotokoll                                                                     | 22 |
| 2.6. Auswertung der Testprotokolle                                                                               | 23 |
| 2.6.1. Berechnung der Wahlhäufigkeit                                                                             | 23 |
| 2.7. Die durchgeführten Versuche                                                                                 | 24 |
| 2.8. Teststatistik                                                                                               | 26 |
| 3. Ergebnisse                                                                                                    | 27 |
| 3.1. Kontrastunterscheidung: Dressuren auf weisse<br>und schwarze Türme                                          | 27 |
| 3.1.1. Dressur auf schwarze Türme                                                                                | 28 |
| 3.1.2. Dressur auf weisse Türme                                                                                  | 29 |
| 3.1.3. Schlussfolgerungen                                                                                        | 30 |
| 3.2. Kontrastunterscheidung: Dressuren auf farbige<br>Türme                                                      | 31 |
| 3.2.1. Der Einfluss der negativen Dressurkon-<br>stellatation                                                    | 31 |
| 3.2.2. Das Zusammenwirken verschiedener Para-<br>meter bei der Erkennung der erlernten<br>Nahmarkenkonstellation | 32 |
| 3.2.3. Schlussfolgerungen                                                                                        | 39 |
| 3.3. Helligkeits- versus Farbkontrast                                                                            | 40 |
| 3.3.1. Lerntests                                                                                                 | 40 |
| 3.3.2. Unterscheidungstests                                                                                      | 41 |
| 3.3.3. Transfertests                                                                                             | 42 |
| 3.3.4. Schlussfolgerungen                                                                                        | 52 |
| 3.4. Dressuren auf graue Markenkonstellationen                                                                   | 52 |
| 3.4.1. Lerntests                                                                                                 | 53 |
| 3.4.2. Unterscheidungstests                                                                                      | 53 |
| 3.4.3. Schlussfolgerungen                                                                                        | 54 |
| 3.5. Kontrast Marken-Untergrund versus Kontrast<br>Marken-Hintergrund                                            | 55 |
| 3.5.1. Lerntests                                                                                                 | 56 |
| 3.5.2. Unterscheidungstests                                                                                      | 58 |
| 3.5.3. Transfertests                                                                                             | 59 |
| 3.5.4. Schlussfolgerungen                                                                                        | 60 |

|        |                                                                             |     |
|--------|-----------------------------------------------------------------------------|-----|
| 3.6.   | Versuche mit zweidimensionalen Marken: Die Rolle des Kontrasts Marken-Tisch | 61  |
| 3.6.1. | Lerntests                                                                   | 61  |
| 3.6.2. | Unterscheidungstests                                                        | 62  |
| 3.6.3. | Transfertestes                                                              | 63  |
| 3.6.4. | Schlussfolgerungen                                                          | 65  |
| 3.7.   | Die Rolle der Turmgrösse                                                    | 68  |
| 3.7.1. | Lerntests                                                                   | 68  |
| 3.7.2. | Unterscheidungstests                                                        | 69  |
| 3.7.3. | Transfertestes                                                              | 71  |
| 3.7.4. | Schlussfolgerungen                                                          | 71  |
| 3.8.   | Die Rolle von Marken ausserhalb der Apparatur                               | 73  |
| 3.8.1. | Lerntests                                                                   | 74  |
| 3.8.2. | Unterscheidungstests                                                        | 74  |
| 3.8.3. | Schlussfolgerungen                                                          | 74  |
| III.   | LOKALISATIONSLEISTUNGEN                                                     | 76  |
| 1.     | Fragestellung                                                               | 76  |
| 2.     | Methoden                                                                    | 78  |
| 2.1.   | Räumliche Verteilung der Wahlen aufgrund der Testprotokolle                 | 78  |
| 2.2.   | Bevorzugte Flugrichtung: Untersuchung anhand der Testprotokolle             | 79  |
| 2.3.   | Räumliche Verteilung der Wahlen anhand von Video-Aufnahmen                  | 81  |
| 2.3.1. | Apparatur                                                                   | 81  |
| 2.3.2. | Dressur                                                                     | 82  |
| 2.3.3. | Versuche                                                                    | 83  |
| 2.3.4. | Test                                                                        | 84  |
| 2.3.5. | Auswertung der Video-Aufnahmen                                              | 85  |
| 3.     | Ergebnisse                                                                  | 88  |
| 3.1.   | Genauigkeit der Lokalisation der Futterstelle                               | 88  |
| 3.1.1. | Räumliche Verteilung der Tipper: Auswertung der Testprotokolle              | 89  |
| 3.1.2. | Räumliche Verteilung der Aufenthaltsorte: Auswertung der Video-Aufnahmen    | 94  |
| 3.2.   | Suchstrategie                                                               | 98  |
| 3.2.1. | Bevorzugte Suchrichtung: Auswertung der Testprotokolle                      | 98  |
| 3.2.2. | Suchstrategie anhand der Video-Aufnahmen                                    | 100 |
| IV.    | DISKUSSION                                                                  | 105 |
| 1.     | Erkennungsleistungen                                                        | 106 |
| 2.     | Lokalisationsleistungen                                                     | 110 |
| 3.     | Suchstrategie                                                               | 113 |
|        | Zusammenfassung                                                             | 117 |
|        | Literaturverzeichnis                                                        | 119 |

## I. EINLEITUNG

Ein Tier, das regelmässig an einem bestimmten Ort seines Habitats zurückkehren muss - sei es, um dort Inaktivitätsperioden zu verbringen, Nahrung zu beschaffen oder Nachkommen aufzuziehen - die Fähigkeit besitzen, einen Ort genau zu lokalisieren. Bei sozial lebenden Insekten wie Ameisen, Bienen und Wespen werden an solche Orientierungsleistungen besondere Anforderungen gestellt, da diese Brutpflegenden Tiere zur Verproviantierung ihrer Nachkommenschaft oft tagelang zwischen Nestort und verschiedenen Beuteorten hin und her pendeln.

Beide Orientierungsleistungen - sowohl zum Nest als auch zur Futterstelle zurückzufinden - muss das Tier in zwei Phasen bewältigen: In einer ersten Phase muss es über grössere Distanzen, die bei der Honigbiene mehrere Kilometer betragen können, bis in Zielnähe navigieren und das Ziel dann in einer zweiten Phase erkennen und genau lokalisieren.

Die Präzision, mit der Tiere diese Aufgabe lösen, liess schon früh die Frage nach den zugrunde liegenden Sinnesleistungen aufkommen. Für die erste Orientierungsphase postulierte Fabre (1879) eine "unbekannte Kraft", die die Bienen in Richtung des Nestes "zieht", und diskutierte die Möglichkeit, dass das geomagnetische Feld die Richtungsinformation liefern könnte. Heute wissen wir, dass diese Orientierungsaufgabe mit Hilfe eines astronomischen Kompasses und visueller Landmarken bewältigt wird und demnach den Leistungen des visuellen Systems zugeschrieben werden muss. Da man Landmarkenkonstellationen in einem grösseren Habitat natürlich nicht beliebig experimentell variieren und fliegende Insekten auf ihren Exkursionen zudem nicht verfolgen kann, lässt sich diese Schlussfolgerung am eindrücklichsten aus den Ergebnissen von Versetzungsversuchen ziehen. Nach passiver Versetzung kehren ältere, erfahrene Tiere zu einem höheren Prozentsatz, aber auch schneller und aus grösserer Distanz zum Nest zurück als junge, unerfahrene Tiere

(Anthophora: Rau, 1929; Apis: Lewtschenko, 1959). Folglich müssen ältere Tiere über genauere und ausgedehntere "Landmarkenkarten" verfügen als ihre jüngeren Nestgenossinnen (Wehner, 1981, S.464).

Die an der zweiten Orientierungsphase (Nahorientierung) beteiligten Sinnesleistungen waren von Anfang an weniger umstritten. Schon Fabre (1879) und Bethe (1902) konnten aus den Ergebnissen von Versuchen an verschiedenen Wespenarten und an Honigbienen schliessen, dass die Lokalisation des Zieles mit Hilfe visueller Marken in unmittelbarer Nestnähe erfolgt.

Die Leistungen des visuellen Systems bei der Fern- und Nahorientierung von Insekten waren seit Anfang des 20. Jahrhunderts Gegenstand intensiver Untersuchungen (Zusammenfassung siehe bei Wehner, 1981). Aus allen Arbeiten folgt, dass die Insekten zur Ziellokalisation ein memoriertes Panorama von Fernmarken (in der ersten Orientierungsphase) und Nahmarken (in der zweiten Orientierungsphase) verwenden. In beiden Phasen trifft das Tier seine Entscheidung aufgrund der Güte der Übereinstimmung zwischen dem gerade gesehenen und dem memorierten Markenpanorama. Die Lokalisation des Zieles erfolgt Schritt für Schritt mit Hilfe des Vergleichs beider Bilder an jedem Aufenthaltsort (Wehner, 1972, 1981, S.465).

Auch hinsichtlich der reizwirksamen Parameter der visuellen Marken zeigten sich bei Fern- und Nahorientierung auffallende Ähnlichkeiten. Sowohl bei der Fernorientierung (van Iersel, 1975; Schneider, 1952; Ruttner und Ruttner, 1966) als auch bei der Nahorientierung (Tinbergen und Kruyt, 1938) erwiesen sich prominente, grosse und kontrastreiche Horizontmarken als besonders reizwirksam. Solche Marken werden schneller erlernt und besser wiedererkannt als kleine, flächenhafte und kontrastarme Horizontmarken. Beim Fehlen jeglicher Nahmarken sind Fernmarken auch bei der Nahorientierung wirksam (Maurer, 1980).

Diese Befunde eröffnen dem Experimentator die Möglichkeit, die Reizwirksamkeit visueller Marken unabhängig davon zu beurtei-

len, ob sie als Fern- oder Nahmarken erscheinen. Die Nahmarkenorientierung ist experimentell zudem leichter zugänglich, da sich das Markenpanorama in Nähe des Ziels (Nest- oder Futterplatz) mit geringerem Aufwand variieren lässt und das Versuchstier zudem bequem an Ort und Stelle beobachtet werden kann.

Unter den visuellen Lokalisationsparametern erwiesen sich bisher die Sehfeldposition (Wehner, 1981, S. 468-473; Lehrer-Rosenbaum, 1980) und der Helligkeitskontrast gegenüber dem Hintergrund (Tinbergen und Kruyt, 1938) als besonders reizwirksam. Die Rolle der Farbe wurde noch nicht geprüft. Zwar kamen farbige Nahmarken schon verschiedentlich zum Einsatz (Tinbergen und Kruyt, 1938; Chmurzinsky, 1957; Lauer und Lindauer, 1971; Maurer, 1980), doch kann aus keiner dieser Arbeiten geschlossen werden, dass der Parameter Farbton unabhängig vom Parameter Helligkeit reizwirksam ist (Wehner, 1979; Wehner, 1981, S.469).

Nur wenige Arbeiten befassen sich mit der Frage, ob - und falls ja - woran das Tier "seine" Nahmarkenkonstellation erkennt und damit weiss, dass die erste Orientierungsphase beendet ist und die zweite beginnen kann. Gegenüber Fernmarken unterliegen Nahmarken bei Eigenbewegungen des Tieres bewegungsparallaktischen Veränderungen und können auf diese Weise von ersteren unterschieden werden. Aber woran erkennt das Tier "sein" Nahmarkenpanorama? Sind bei dieser Aufgabe bestimmte visuelle Parameter besonders reizwirksam?

In der vorliegenden Arbeit werden futtersammelnde Honigbienen (Apis mellifera) vor die Aufgabe gestellt, zwischen zwei Nahmarkenkonstellationen zu wählen, die simultan in Zielnähe (Futterstelle) geboten werden. Durch Variation von Dressurverfahren und Testsituation soll die Reizwirksamkeit verschiedener visueller Parameter bei der Erkennung der Nahmarkenpanorama untersucht werden. Insbesondere erlaubt dieses Dual-Wahl-Vorgehen, Helligkeits- und Farbkontrast gegeneinander auszuspielen und somit die Frage nach der Rolle der Farbe bei der Nahmarken-

orientierung zu untersuchen (Teil II).

Die gewählte Untersuchungsmethode erlaubte gleichzeitig, Fragen nach der Lokalisationsgenauigkeit sowie der Suchstrategie innerhalb der von den Bienen gewählten Nahmarkenkonstellation zu beantworten (Teil III).

## II. ERKENNUNGSLEISTUNGEN

### II.1. Fragestellung

Die visuellen Marken, die Bienen beim Auffinden der Futterquelle zur Hilfe nehmen, können Parameter der "Blume" selber sein, wie Form oder Farbe. Aber auch eine wenig markante "Blume" wie die Spitze einer Glaskapillare auf einem grossen Tisch kann mit Hilfe von visuellen Marken lokalisiert werden - sogar dann, wenn sich die Marken in Entfernungen von ca. 5 m befinden (Maurer, 1980).

Welche Marken dienen in einer markenreichen Umgebung der Lokalisation der Futterquelle? Der erste Teil der vorliegenden Arbeit befasst sich mit der Untersuchung dieser Frage. Es wird in diesem Kapitel II also noch nicht nach der Genauigkeit der Lokalisation gefragt, sondern nach der Identifizierung der relevanten Marken. Dazu werden den Bienen in der Nähe der Futterstelle gleichzeitig zwei Markenkonstellationen geboten. In der Dressursituation wird nur eine von ihnen mit Futter assoziiert. Durch Variationen verschiedener Parameter sowohl bei der Dressur als auch bei den anschliessend durchgeführten Zweiwahl-Tests soll der Beitrag dieser Parameter zur Entscheidung der Bienen zwischen den beiden Markenkonstellationen untersucht werden.

## II.2. Material und Methoden

### II.2.1. Versuchstiere

Die Versuche wurden mit den am Zoologischen Institut der Universität Zürich-Irchel gehaltenen Bienen (Apis mellifera) in den Sommern 1981-83 durchgeführt.

In der Nähe der Versuchsapparatur, etwa 120 m vom Bienenstock entfernt, wurde eine ständige Futterstelle errichtet, die während der ganzen Dauer der Versuche von Bienen besucht wurde. Die Grösse der Bienenschar konnte durch die Konzentration der gebotenen Saccharoselösung reguliert werden. Vor jedem neuen Versuch wurde die Saccharosekonzentration an der Futterstelle kurzfristig erhöht, was die Bienen veranlasste, neue Bienen (Neulinge) vom Stock zu rekrutieren. Aus den Neulingen wurden anhand des noch voll entwickelten "Haarkleides" möglichst junge Bienen ausgesucht. Von der Dauerfutterstelle wurden die Neulinge dann an die Versuchsapparatur dressiert (siehe II.2.4), wo sie nach einem Farbcode (von Frisch 1965, S.15) am Thorax und Abdomen markiert wurden.

In der Regel nahmen an jedem Versuch jeweils 3-4 Bienen gleichzeitig teil.

### II.2.2. Versuchsapparatur

Die Versuchsapparatur bestand aus einem runden Tisch von 200 cm Durchmesser, der im Freien auf einer 4 m x 4 m grossen Betonplatte stand. Die frei drehbare Tischplatte war auf einem 80 cm hohen Untergestell gelagert. Je nach Fragestellung wurde die Tischplatte mit weissen oder schwarzen matten Plexiglasplättchen von 10 cm x 10 cm ausgelegt. Ein 50 cm hoher, schwarz gespritzter Kupferrand umgab bei einem Teil der Versuche (siehe

II.3.5, Versuch C) die Tischplatte. An den Ecken und in der Mitte eines jeden Plexiglasplättchens war eine kleine runde Nummermarke angebracht (weisse Etiketten bei den weissen Plexiglasplättchen, rote Etiketten bei den schwarzen Plexiglasplättchen). Anhand dieser nummerierten Etiketten ergab sich auf der Tischplatte ein definiertes Raster von 5 cm x 5 cm grossen Quadraten.

An einem bestimmten Ort der Tischplatte wurde den Bienen Saccharoselösung geboten. Dazu diente eine 2.5 mm dicke Injektionsnadel, die durch das Zentrum eines der Plättchen trat und über einen eingezogenen Wollfaden Saccharoselösung aus einem unter dem Tisch gelegenen Reservoir ansog. Da die Nadel nur 2.5 mm über die Tischplatte ragte, konnte sie den Bienen nicht als visuelle Marke dienen (siehe Mäurer 1980).

Die Apparatur bot den Bienen auch noch andere visuelle Nahmarken (siehe II.2.3), stellte sie also vor die Aufgabe, selektiv die experimentell gebotenen Marken zur Lokalisation der Futterquelle zu verwenden.

Auf der runden Tischplatte wurden 4 Quadranten definiert (Abb.1): Zwei sich diagonal gegenüberliegende Quadranten dienten der Dressur (siehe II.2.4.4), die beiden anderen dienten den Tests (siehe II.2.4.2). Die Testquadranten wurden während der Dressur mit 2 passend grossen Plexiglasscheiben abgedeckt (und vice versa). Damit konnte verhindert werden, dass von den Bienen während der Dressur möglicherweise gelegte Duftspuren die Ergebnisse der Tests beeinflussten (vgl. II.2.5). Durch Drehen der Tischplatte konnten Dressur- und Testquadranten in beliebige räumliche Positionen relativ zur Umgebung gebracht werden.

Die Versuchsapparatur stand auf einem Hügel in der Nähe des Strickhofareals der Universität Zürich-Irchel. Da sich keine prominenten Landmarken in der Nähe des Tisches befanden, war die Tischplatte zu keiner Tageszeit beschattet (zur Bedeutung des Schattens als visuelle Marke siehe Höfer und Lindauer,

1976). Als Fernmarken sind der Waldrand und die sich darunter befindende Häuserreihe im Osten der Apparatur zu erwähnen. Durch das ständige Drehen der Tischplatte konnte der Einfluss dieser Marken ausgeschaltet werden (siehe II.2.4).

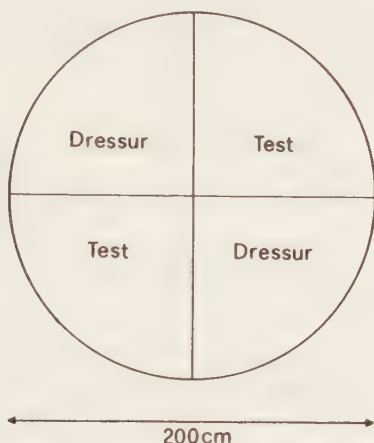


Abb.1: Definition von Dressurquadranten und Testquadranten auf dem Versuchstisch. Die eingezeichneten Trennlinien sind Arbeitsgrenzen und auf der Tischplatte selbst nicht markiert.

### II.2.3. Nahmarken

Als Orientierungshilfe bei der Lokalisation der Futterstelle auf der homogenen Tischfläche wurden den Bienen zylinderförmige Messingrohre geboten (im folgenden "Türme" genannt), die mit farbigen Papieren verkleidet waren. Je nach Fragestellung (Versuch) wurden die Abmessungen der Türme, ihre Farbe und ihre Anzahl variiert. Die Anordnung der Marken wird im folgenden als "Markenkonstellation" bezeichnet. Es wurden sowohl während der Dressur als auch während der Tests je zwei Markenkonstellationen simultan geboten. Die beiden Dressur-Konstellationen

werden im folgenden mit  $dr_+$  und  $dr_-$  bezeichnet. Die Belohnung befand sich in der geometrischen Mitte von  $dr_+$ .  $dr_-$  enthielt keine Belohnung. Mit wenigen Ausnahmen (Tab.4) standen die einzelnen Türme in einer Entfernung von 35.4 cm vom Belohnungs-ort. Die Testkonstellationen  $t_c$  ( $c$ = konstant) und  $t_v$  ( $v$ = variabel) boten beide keine Belohnung. Die Türme der Konstellationen  $dr_-$ ,  $t_c$  und  $t_v$  stimmten in ihrer räumlichen Anordnung mit  $dr_+$  überein.

### II.2.3.1. Türme

Tab.1 führt die Abmessungen der verwendeten Türme und die im folgenden gebrauchten Typenbezeichnungen auf. Die sehwinkel-mässige Grösse der Türme (vom Belohnungsort aus gesehen) kann ebenfalls Tab.1 entnommen werden. Abb.2 zeigt die Definition des horizontalen Winkels  $\alpha$  und des vertikalen Winkels  $\beta$ , unter denen der jeweils betrachtete Turm den Bienen aus einer Entfernung von 35.4 cm erscheint.

| Typ-<br>bezeichnung | Durchmesser<br>(cm) | Höhe<br>(cm) | Horizontaler<br>Sehwinkel $\alpha$ | Vertikaler<br>Sehwinkel $\beta$ |
|---------------------|---------------------|--------------|------------------------------------|---------------------------------|
| a                   | 3                   | 9            | 4.86                               | 29.77                           |
| b                   | 4                   | 16           | 6.48                               | 51.25                           |
| c                   | 8                   | 24           | 12.91                              | 78.86                           |

Tab.1: Typbezeichnung, Abmessungen ( $\varnothing$  und Höhe) und sehwinkel-mässige Ausdehnung (Grad) der verwendeten Türme. Definition der Winkel  $\alpha$  und  $\beta$  siehe Abb.2.

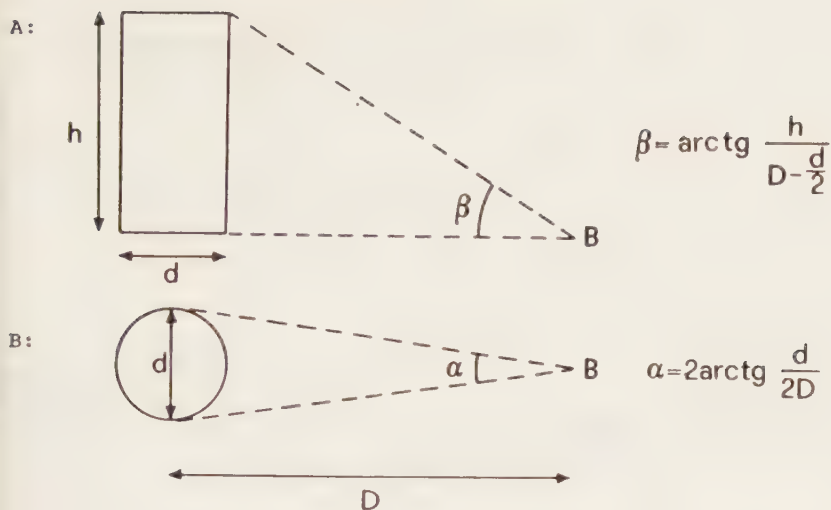


Abb.2: Definition und Berechnung der Sehfeldgrösse der Türme.

A: Aufriss

B: Grundriss

d= Durchmesser des Turms

h= Höhe des Turms

$\alpha$ = horizontaler Sehwinkel

$\beta$ = vertikaler Sehwinkel

B= Belohnungsort

D= Distanz vom Belohnungsort

#### II.2.3.2. Farbpapiere

Zur Verkleidung der Türme wurden Farbpapiere verwendet (Hersteller Vu Productions, New York, USA), deren Remission in Intervallen von 10 nm gemessen wurde (UV-VIS Spectrophotometer, Varian Techtron, Modell 635, Referenz BaSO<sub>4</sub>). Die gemessenen Remissionskurven (Abb.3) und die bekannten spektralen Empfindlichkeitskurven der 3 Rezeptortypen der Bienenretina (Abb.4) ermöglichen, den Farbort des betrachteten Farbpapiers im Farbdreieck der Biene (Abb.5) und die relativen Helligkeiten  $H_i$  (Tab.2) der verwendeten Papiere folgendermassen zu bestimmen: Jedes Farbpapier ruft in einem Rezeptortyp T (T=UV-, Blau-,

Grünrezeptor) eine Erregung  $E_T$  hervor, die sich annäherungsweise nach

$$E_T = \sum_{i=320\text{nm}}^{i=600\text{nm}} R_{\lambda_i} A_{\lambda_i} \quad (\Delta\lambda_i=10\text{ nm}) \quad (1)$$

berechnen lässt, wobei

$R_{\lambda_i}$  = Remission des Farbpapiers bei der Wellenlänge  $\lambda_i$  (Abb.3)

$A_{\lambda_i}$  = Absorptionswahrscheinlichkeit des betrachteten Rezeptortyps bei der Wellenlänge  $\lambda_i$  (Abb.4).

Die Helligkeit  $H$  des betrachteten Farbpapiers berechnet sich nach:

$$H = E_{UV} + E_{\text{Blau}} + E_{\text{Grün}} \quad (2)$$

Wenn  $H=100\%$  gesetzt wird, können die relativen Erregungen  $E'$  der drei Rezeptortypen berechnet werden. Das Verhältnis der Erregungen  $E'_{UV}:E'_{\text{Blau}}:E'_{\text{Grün}}$  (Tab.2) bestimmt den Farbort der betrachteten Farbe im Farbdreieck der Biene (Abb.5).

$E_T$ - und  $H$ -Werte wurden auch für die weissen und schwarzen Tischplättchen und für den Tischrand (siehe Tab.2) berechnet.

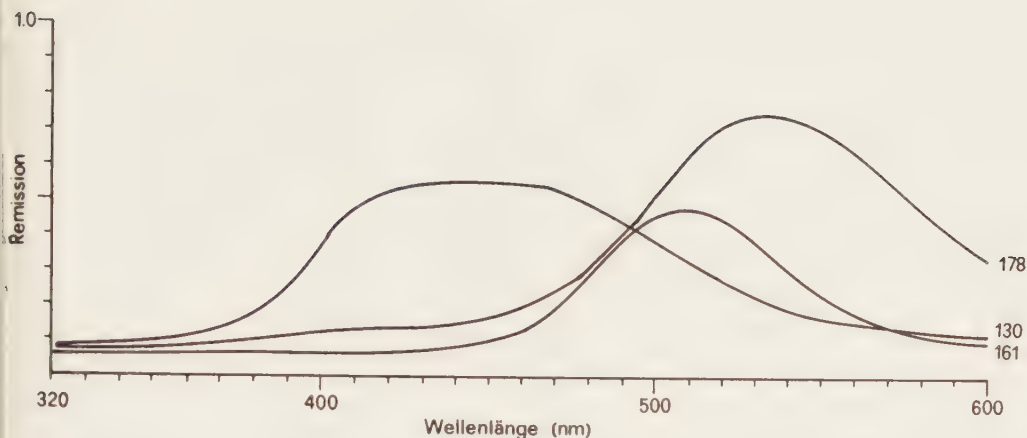


Abb.3a: Remissionsspektren der verwendeten Farbpapiere, gemessen mit dem UV-VIS Spectrophotometer (Varian Techtron 635). Dem menschlichen Beobachter erscheint das Farbpapier 130 hellblau, 161 grün und 178 hellgrün.

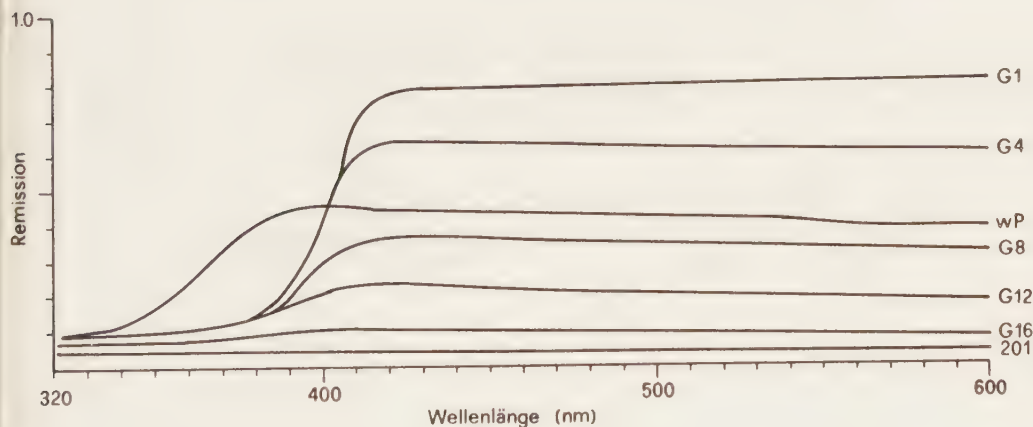


Abb.3b: Remissionsspektren der verschiedenen Graupapiere, gemessen mit dem UV-VIS Spectrophotometer (Varian Techtron 635). G1 ist die hellste Graustufe (weiss), 201 die dunkelste (schwarz).

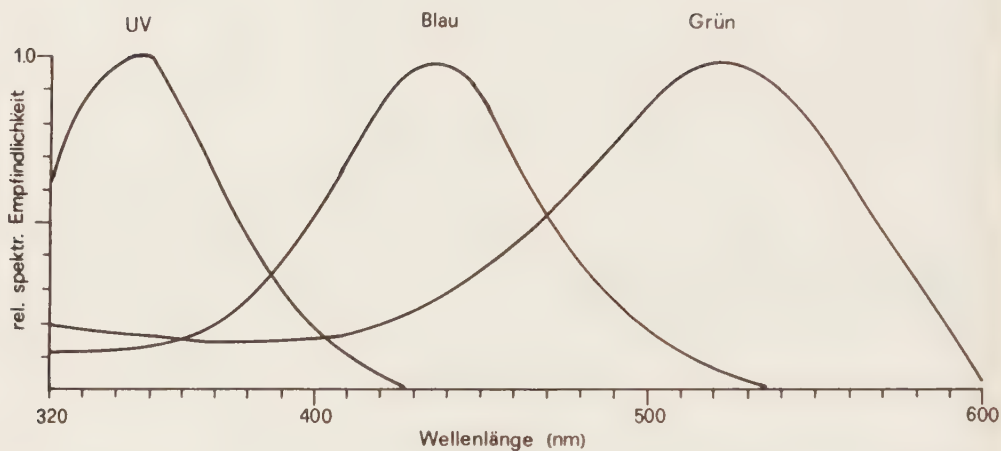


Abb.4: Spektrale Empfindlichkeit der drei Rezeptortypen von *Apis mellifera* (Ergebnisse elektrophysiologischer Messungen, gemittelt aus Daten von folgenden Quellen:

UV: Menzel und Blakers (1976, Abb.3)  
Geiser (unveröffentlichte Messungen von 8 Zellen in unserem Labor)

Blau: Menzel und Blakers (1976, Abb.8)  
Geiser (unveröffentlichte Messungen von 6 Zellen)

Grün: Menzel und Blakers (1976, Abb.5b)  
Bernard und Wehner (1980, Abb.3)  
Geiser (unveröffentlichte Messungen von 29 Zellen)

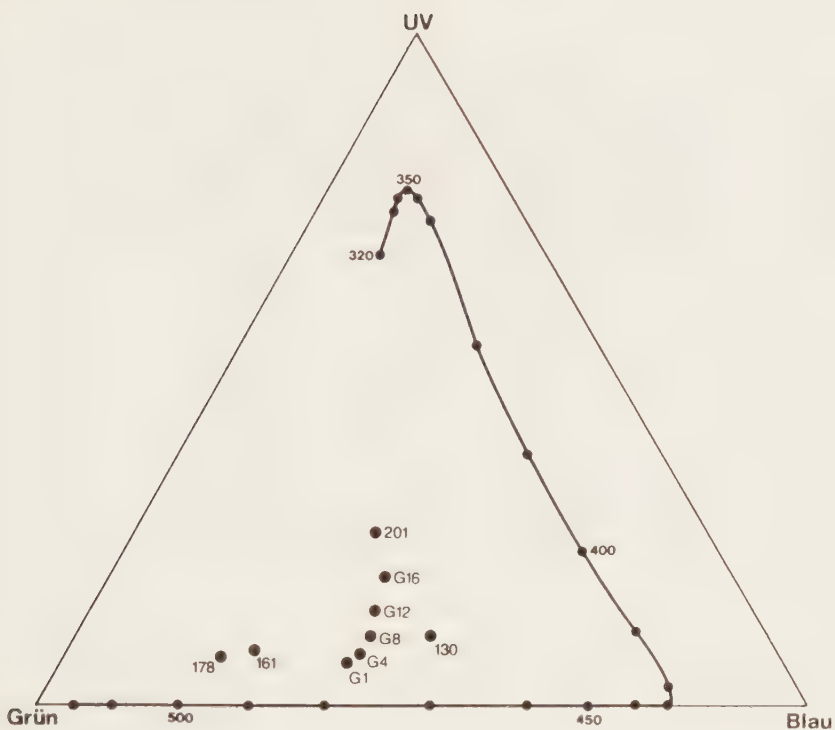


Abb.5: Die Farborte der verwendeten Papiere im Farbdreieck der Biene. (Ausgezogene Linie: Spektralfarbenzug der Biene.)

| Farbpapier | E <sub>UV</sub> | E <sub>Blau</sub> | E <sub>Grün</sub> | Verhältnis<br>UV:Blau:Grün | H    |
|------------|-----------------|-------------------|-------------------|----------------------------|------|
| G 1        | 8593            | 56756.5           | 87878             | 6:37:57                    | 1.00 |
| G 2        | 8480            | 53719.5           | 81604             | 6:37:57                    | .94  |
| G 3        | 8393            | 49497             | 74265.5           | 6:38:56                    | .86  |
| G 4        | 8253.5          | 45813.5           | 67507.5           | 7:38:55                    | .79  |
| G 5        | 8071.5          | 39457.5           | 56976             | 8:38:54                    | .68  |
| G 6        | 7912            | 35581.5           | 54976             | 8:36:56                    | .64  |
| G 7        | 7782.5          | 31505             | 43995             | 9:38:53                    | .54  |
| G 8        | 7411.5          | 28691             | 38629.5           | 10:38:52                   | .49  |
| G 9        | 7457            | 25427.5           | 34669             | 11:38:51                   | .44  |
| G10        | 6939.5          | 22073             | 29793.5           | 12:37:51                   | .38  |
| G11        | 6823.5          | 19940             | 26788             | 13:37:50                   | .35  |
| G12        | 6577            | 17588             | 23155             | 14:37:49                   | .31  |
| G13        | 6198.5          | 15498.5           | 20097             | 15:37:48                   | .27  |
| G14        | 5763            | 12704             | 16223.5           | 17:37:46                   | .23  |
| G15        | 5271            | 10938             | 14253.5           | 17:36:47                   | .20  |
| G16        | 4608            | 8455.5            | 10790             | 19:36:45                   | .16  |
| 201        | 3004            | 3526              | 4921.5            | 26:31:43                   | .07  |
| 161        | 3688.5          | 10325.5           | 30525             | 8:23:69                    | .29  |
| 178        | 5410.5          | 15321.5           | 55754.5           | 7:20:73                    | .50  |
| 130        | 7898.5          | 38042.5           | 36303             | 10:46:44                   | .54  |
| wP         | 13497           | 35820             | 47915.5           | 14:37:49                   | .63  |
| sP         | 2965.5          | 3518              | 4915              | 26:31:43                   | .07  |
| sR         | 2422            | 2709              | 3733              | 27:31:42                   | .06  |

Tab.2: Erregungswerte E<sub>T</sub> (T=UV, Blau, Grün) der verwendeten Farbpapiere, der weissen (wP) bzw. schwarzen Plättchen (sP) und des schwarzen Tischrandes (sR) (in relativen Einheiten) sowie die auf die höchste Gesamthelligkeit H normierten Verhältnisse. Berechnung siehe Text.

### II.2.3.3. Berechnung des Farb- und Helligkeitskontrastes

Die verwendeten Marken bieten je nach der gewählten Papierverkleidung unterschiedliche Helligkeits- und Farbkontraste  $m(H)$  und  $m(T)$  gegenüber Untergrund (Tischplatte) und Hintergrund (Himmel bzw. Tischrand). Um die Rolle des Helligkeits- und Farbkontrastes bei der jeweiligen Testaufgabe erfassen zu können, wurden die Werte  $m(H)$  und  $m(T)$  für alle verwendeten Farbpapiere sowohl im Bezug auf die Tischfläche (schwarz oder weiss) als auch im Bezug auf den Himmel (bzw. Tischrand) berechnet. Die Berechnung erfolgte nach:

$$m_H = \frac{H_1 - H_2}{H_1 + H_2} \quad (3)$$

(m(H)= Helligkeitskontrast, H nach Formel (2) (siehe II.2.3.2), Index 1= Farbpapier, Index 2= Tischfläche, Tischrand oder Himmel. Die Helligkeit und die  $E_T$ -Werte des Himmels wurden mit Hilfe von Daten berechnet, die aus Messungen des Spektrums des Tageslichtes bei wolkenlosem Himmel stammen (McFarland und Munz, 1974, Abb.10.1))

und

$$m_T = \frac{E_{T1} - E_{T2}}{E_{T1} + E_{T2}} \quad (4)$$

(m(T)= Farbkontrast für Rezeptortyp T, E(T) nach Formel (1) (siehe II.2.3.2), Index 1= Farbpapier, Index 2= Tischfläche, Tischrand oder Himmel).

Tab.3 zeigt die für alle verwendeten Papiere berechneten Werte  $m_H$  und  $m_T$ .

#### II.2.4. Versuchsablauf

Jeder Versuch bestand aus Dressur und anschliessenden Tests. Das Ziel der Dressur war es, bei den Bienen eine Assoziation zwischen Futterstelle und Markenkonstellation herzustellen. In den Tests sollte untersucht werden, welche Parameter der jeweils verwendeten Markenkonstellation bei diesem Prozess reizwirksam waren.

|      | schwarzer Rand |          |          | schwarzer Tisch |          |          | weisser Tisch |          |          | Himmel   |          |          |
|------|----------------|----------|----------|-----------------|----------|----------|---------------|----------|----------|----------|----------|----------|
|      | $m_{UV}$       | $m_{B1}$ | $m_{Gr}$ | $m_{UV}$        | $m_{B1}$ | $m_{Gr}$ | $m_{UV}$      | $m_{B1}$ | $m_{Gr}$ | $m_{UV}$ | $m_{B1}$ | $m_{Gr}$ |
| G 1  | .56            | .91      | .92      | .89             | .49      | .88      | .89           | .86      | .22      | .23      | .29      | .22      |
| G 2  | .56            | .90      | .91      | .88             | .48      | .88      | .89           | .85      | .23      | .20      | .26      | .19      |
| G 3  | .55            | .90      | .90      | .87             | .48      | .87      | .88           | .84      | .23      | .16      | .22      | .15      |
| G 4  | .55            | .89      | .90      | .86             | .47      | .86      | .86           | .83      | .24      | .12      | .17      | .11      |
| G 5  | .54            | .87      | .88      | .84             | .46      | .84      | .84           | .80      | .25      | .05      | .09      | .04      |
| G 6  | .53            | .86      | .87      | .83             | .45      | .82      | .84           | .79      | .26      | .00      | .07      | .01      |
| G 7  | .53            | .84      | .84      | .81             | .45      | .80      | .80           | .76      | .27      | .06      | .04      | .08      |
| G 8  | .51            | .83      | .82      | .79             | .43      | .78      | .77           | .74      | .29      | .11      | .11      | .13      |
| G 9  | .51            | .81      | .81      | .77             | .43      | .76      | .75           | .71      | .29      | .17      | .16      | .18      |
| G 10 | .48            | .78      | .78      | .74             | .40      | .73      | .72           | .68      | .32      | .24      | .23      | .25      |
| G 11 | .48            | .76      | .76      | .72             | .39      | .70      | .69           | .65      | .33      | .28      | .28      | .29      |
| G 12 | .46            | .73      | .72      | .68             | .38      | .67      | .65           | .61      | .34      | .34      | .35      | .35      |
| G 13 | .44            | .70      | .69      | .65             | .35      | .63      | .61           | .57      | .37      | .40      | .41      | .40      |
| G 14 | .41            | .65      | .63      | .59             | .32      | .57      | .54           | .51      | .40      | .48      | .49      | .47      |
| G 15 | .37            | .60      | .58      | .55             | .28      | .51      | .49           | .46      | .44      | .53      | .54      | .52      |
| G 16 | .31            | .51      | .49      | .46             | .22      | .41      | .37           | .35      | .49      | .62      | .63      | .61      |
| 201  | .11            | .13      | .14      | .13             | .01      | .00      | .00           | .00      | .64      | .82      | .81      | .79      |
| 161  | .21            | .58      | .78      | .67             | .11      | .49      | .72           | .59      | .57      | .55      | .22      | .37      |
| 178  | .38            | .70      | .87      | .79             | .29      | .63      | .84           | .74      | .43      | .40      | .08      | .12      |
| 130  | .53            | .87      | .81      | .81             | .45      | .83      | .76           | .76      | .26      | .03      | .14      | .08      |

Tab.3: Spezifische Farbkontraste  $m_T$  ( $T = UV, Blau, Grün$ ) und Helligkeitskontraste  $m_H$  der Türme gegen den Hintergrund (Himmel bzw. Tischrand) und Untergrund (weisse bzw. schwarze Tischplättchen). Berechnung siehe Text.

#### II.2.4.1. Dressursituation

Die beiden während der Dressur gebotenen Konstellationen  $dr_+$  und  $dr_-$  (siehe II.2.3) bestanden je aus einer gleichen Anzahl Türmen (3 oder 4), die pro Konstellation untereinander identisch waren und in beiden Konstellationen dieselben räumlichen Beziehungen zueinander hatten. Die  $dr_-$ -Türme unterschieden sich allein in ihrer Grösse und/oder Farbe von den  $dr_+$ -Türmen (Ausnahme II.3.1).

Die Verwendung zweier verschiedener Markenkonstellationen  $dr_+$  und  $dr_-$  während der Dressur diente hauptsächlich dazu, Dressur- und Testsituation (siehe II.2.6.1) einander so anzugleichen, dass die Bienen dem Test nicht fernblieben. Darüber hinaus war es mit dieser Methode möglich, die Bienen gezielt auf bestimmte Unterscheidungsparameter zu dressieren. Für die Dauer eines Versuchs blieben  $dr_+$  und  $dr_-$  jeweils konstant.

#### II.2.4.2. Dressur

Jede der ausgewählten Neulinge (siehe II.2.2) wurde mit Hilfe einer Injektionsspritze angelockt, die eine höhere Saccharosekonzentration als die Dauerfutterstelle bot. Sofort nach Saugbeginn wurde die Biene mitsamt der Nadel von der Dauerfutterstelle zum Versuchstisch gebracht und dort individuell markiert. Zu diesem Zeitpunkt standen die Dressurkonstellationen ( $dr_+$  und  $dr_-$ ) in der für den betreffenden Versuch gewählten Anordnung. Beim Wegflug machte jede auf diese Weise passiv versetzte Biene in der Regel einen sich spiralgig nach oben schraubenden Flug ("Orientierungsflug"), bei dem sie sich den Ort der neuen Futterstelle einzuprägen schien. Trotzdem geschah es oft, dass die Biene nach der ersten passiven Versetzung bei ihrem nächsten Besuch wiederum auf der Dauerfutterstelle und nicht auf dem Versuchstisch landete. Die oben beschriebene Prozedur musste in solchen Fällen wiederholt werden. Nach

höchstens 3 solchen Manövern besuchte die Biene nur noch den Tisch. Die dann einsetzende Lokalisationsdressur sollte dazu führen, dass die Biene den jeweiligen Belohnungsort nur anhand der aufgestellten Türme erlernt. Nach jedem belohnten Besuch wurde der Tisch um 90° gedreht, um den Einfluss von Marken ausserhalb der Apparatur auszuschliessen.

Obschon die Konzentration der Saccharoselösung am Belohnungsort höher als an der Dauerfutterstelle gehalten werden musste, sollte sie niedrig genug bleiben, um die Bienen nicht zur Abgabe eines Attraktionspheromons ("Sterzeln") zu veranlassen. Die durch das Sterzeln hervorgerufene Duftmarkierung des Belohnungsortes würde die Zuhilfenahme visueller Marken praktisch überflüssig machen. Sicherheitshalber wurden allfällige Duftspuren durch das häufige Auswechseln desjenigen Plättchens, auf dem belohnt wurde, eliminiert. Die benachbarten Plättchen wurden in regelmässigen Abständen mit 70% Aethanol gereinigt. Jeden Abend wurden zudem alle Plättchen entfernt, die darunterliegende Fläche gereinigt, und neue, saubere Plättchen aufgelegt.

#### II.2.4.3. Belohnungsprotokoll

Nach der passiven Versetzung (siehe II.2.4.2) wurde jeder belohnte Besuch einer Biene als "Lernakt" mit Zeitangabe protokolliert.

#### II.2.4.4. Tests

Zwischen den belohnten Besuchen wurden in regelmässigen Zeitabständen Tests durchgeführt. Mit den Tests wurde jeweils erst nach etwa 15 Belohnungen begonnen. Nach fortgeschrittener Dressur konnte alle 3-5 Belohnungen getestet werden. Die Bienen wurden einzeln getestet: Vor jedem Test wurden alle Bienen bis auf eine in einem Drahtgittergefäss abgefangen. Die möglichst kurz gehaltene Gefangenschaftszeit hatte selten eine nachteilige Wirkung. Manchmal blieb die Biene nach der Freisetzung

längere Zeit (bis zu 30 min) der Apparatur fern, aber nur ganz selten stellte eine Biene ihre Besuche gänzlich ein.

Die Testdauer, in denen das Wahlverhalten der Bienen protokolliert wurde (siehe II.2.5), betrug jeweils 4 Minuten. Nach jeder Minute wurde die Tischplatte um  $90^\circ$  gedreht. Jedes Paar von Markenkonstellationen  $t_C$  und  $t_V$  wurde im Laufe des Versuchs mindestens 4 mal im Test geboten.

#### II.2.4.4.1. Testarten

Die Markenkonstellationen  $t_C$  und  $t_V$  konnten mit der Dressurkonstellation  $dr_+$  und  $dr_-$  identisch oder von ihr verschieden sein. Im folgenden werden drei Testarten definiert:

##### II.2.4.4.1.1. Lerntests

Bei diesen Tests galt  $t_C=dr_+$  und  $t_V=dr_-$ . Sie dienten der Ueberprüfung des Lernerfolgs. Der erste Lerntest wurde nach etwa 15, der zweite nach etwa 25 Lernakten durchgeführt. Wenn der Lernerfolg in beiden Fällen gleich hoch war, wurde mit anderen Testarten begonnen. Ergab der zweite Lerntest andere Ergebnisse als der erste, wurden weitere Lerntests nach jeweils 5 weiteren Lernakten durchgeführt, bis der Lernerfolg konstant blieb. Ausserdem wurde am Vor- und Nachmittag je ein Lerntest zur Ueberprüfung des Lernstandes durchgeführt.

##### II.2.4.4.1.2. Unterscheidungstests

Bei diesen Tests wurde  $t_C=dr_+$  simultan mit einer variablen Konstellation  $t_V$  geboten, die weder mit  $dr_+$  noch mit  $dr_-$

identisch war und sich in jeweils einem Parameter von  $dr_+$  unterschied.

#### II.2.4.4.1.3. Transfertests

Bei diesen Tests war die als  $t_c$  definierte konstante Konstellation ebensowenig mit  $dr_+$  identisch wie die variable Konstellation  $t_v$  mit  $dr_+$  oder  $dr_-$ . Solche Tests dienten der Untersuchung der Generalisationsleistung der Bienen hinsichtlich verschiedener Parameter der erlernten Konstellation  $dr_+$ .

#### II.2.5. Suchverhalten der Bienen: Testprotokoll

Das Verhalten der Bienen beim Test unterschied sich in keiner Weise von ihrem Verhalten während der Dressur: Gleich nach dem Erscheinen an der Apparatur verlangsamten die Bienen in etwa 3-8 cm Höhe über dem Tisch ihren Flug und begannen mit der Suche nach dem Belohnungsort. Bei dieser Suche konzentrierten sie sich in auffallender Weise auf die nummerierten Etiketten (siehe II.2.2). Offenbar hatten sie während der Dressur gelernt, dass sich die Belohnung auf einer solchen befand. Das Suchverhalten manifestierte sich in einer Sequenz von unmittelbar aufeinanderfolgenden kurzen Berührungen ("Tipper"=TIP) der nummerierten Etiketten (siehe II.2.5.1). Die Abfolge der nacheinander ange-tippten Etiketten wurde auf Band protokolliert. Die auf diese Weise entstandenen Testprotokolle ermöglichten es, die Aufenthaltsorte der suchenden Bienen zu rekonstruieren. Die Wahl der Bienen zwischen den beiden gebotenen Testkonstellationen  $t_c$  und  $t_v$  wurde nicht allein aufgrund der Tipper beurteilt. Zudem wurde protokolliert, wie oft und wie lange sich die Biene innerhalb der betrachteten Markenkonstellation aufhielt, auch wenn sie dort nicht tippte. Dieses Kriterium wird im folgenden als "Innenwahl" (=IN) bezeichnet und von "Aussenwahl" (=AUS)

(die Biene hält sich ausserhalb der betrachteten Konstellation auf, wandte sich ihr aber in auffälliger Weise zu) unterschieden. Die Verhaltensweisen Aussenwahlen und Innenwahlen wurden zwar als Entscheidungen zugunsten der betreffenden Konstellation protokolliert, aber nur dann berücksichtigt, wenn sie mindestens 3 Sekunden andauerten. Jede weitere Zeitspanne von 3 Sekunden wurde als eine weitere Entscheidung zugunsten der betrachteten Konstellation bewertet.

#### II.2.6. Auswertung der Testprotokolle

Die Testprotokolle wurden hinsichtlich der folgenden drei Fragen ausgewertet:

- 1) Wie gut und aufgrund welcher Parametern unterscheiden die Bienen zwischen den beiden beim Test gebotenen Markenkongstellationen? (Wahlhäufigkeiten)
- 2) Wie gut vermögen die Bienen den Belohnungsort zu lokalisieren? (Verteilung der Wahlen innerhalb der gewählten Markenkongstellatlon)
- 3) Orientieren sich die Bienen von jedem beliebigen Aufenthaltsort aus in Richtung auf den Belohnungsort? (Suchstrategie)

In diesem Teil (II) der vorliegenden Arbeit wird nur Frage 1 beantwortet. Den Fragen 2 und 3 ist Teil III gewidmet.

##### II.2.6.1. Berechnung der Wahlhäufigkeit

Gemäss der Deutlichkeit der genannten Entscheidungskriterien wurde folgende Gewichtung vorgenommen:

$$n = 3 \sum \text{TIP} + 2 \sum \text{IN} + \sum \text{AUS}$$

Die totale Anzahl N der im Test getroffenen Entscheidungen (Wahlintensität) wurde nach

$$N = n_+ + n_-$$

berechnet, wobei  $n_+$  die Summe der Entscheidungen auf die Konstellation  $t_c$  und  $n_-$  die Summe der Entscheidungen auf die Konstellation  $t_v$  bedeuten.

Die Wahlhäufigkeit WH gibt den prozentualen Anteil der Entscheidungen zugunsten von  $t_c$  an der totalen Anzahl N der Entscheidungen wieder:

$$\text{WH} = \frac{n_+}{N} \cdot 100(\%)$$

Sie ist ein Mass für die Güte der Unterscheidung zwischen den beiden simultan gebotenen Konstellationen.

#### II.2.7. Die durchgeführten Versuche

Tab.4 führt die mit der unter Kapiteln II.2.1.-6 beschriebenen Methode durchgeführten Versuche auf. Die Bezeichnung des jeweiligen Versuchs richtet sich nach der Art der Dressur, da die Dressursituation (II.2.4.1) für die Dauer eines jeden Versuchs konstant blieb. Die im Rahmen eines jeden Versuchs durchgeführten Tests werden im einzelnen in Kapitel II.3 (Ergebnisse) besprochen.

| dr <sub>+</sub> |       | dr <sub>-</sub> |       | Anzahl<br>Türme | Distanz der Türme<br>vom Belohnungsort<br>cm | Distanz zw.<br>den Türmen<br>cm | Tisch   | schwarzer<br>Rand | Graustufe<br>gleicher<br>Helligkeit |
|-----------------|-------|-----------------|-------|-----------------|----------------------------------------------|---------------------------------|---------|-------------------|-------------------------------------|
| Turmtyp         | Farbe | Turmtyp         | Farbe |                 |                                              |                                 |         |                   |                                     |
| C               | 161   | b               | 161   | 4               | 35.4                                         | 50                              | weiss   | --                | G12                                 |
| C               | 161   | b               | G12   | 4               | 35.4                                         | 50                              | weiss   | --                | G12                                 |
| C               | 161   | b               | 161   | 4               | 35.4                                         | 50                              | schwarz | --                | G12                                 |
| C               | 161   | b               | 161   | 4               | 35.4                                         | 50                              | schwarz | ja                | G12                                 |
| C               | 178   | b               | 178   | 4               | 35.4                                         | 50                              | weiss   | --                | G 8                                 |
| C               | 130   | b               | 130   | 4               | 35.4                                         | 50                              | weiss   | --                | G 8                                 |
| C               | G12   | b               | G12   | 4               | 35.4                                         | 50                              | weiss   | --                | G12                                 |
| C               | G12   | b               | G12   | 4               | 35.4                                         | 50                              | schwarz | --                | G12                                 |
| b               | G16   | b               | G16   | 3               | 17.3                                         | 30                              | weiss   | --                | G16                                 |
| b               | G 1   | b               | G 1   | 3               | 17.3                                         | 30                              | weiss   | --                | G 1                                 |
| b               | 178   | c               | 178   | 4               | 35.4                                         | 50                              | weiss   | --                | G 8                                 |
| b               | 130   | c               | 130   | 4               | 35.4                                         | 50                              | weiss   | --                | G 8                                 |

Tab.4: Versuchsprogramm (Turmtyp siehe Tab.1)

## II.2.8. Teststatistik

Zur statistischen Auswertung der Daten wurden konventionelle Testverfahren verwendet.

- Mittelwerte und Standardabweichungen (Sachs, 1973, S.57)

- t-Test, Vergleich zweier Mittelwerte (Sachs, 1973, S.109)

-  $\chi^2$ -Test

2x2-Tafel, Test auf Uebereinstimmung der Entscheidungen zwischen verschiedenen Konstellationen (Sachs, 1973, S.110)

- Korrelationskoeffizient  $r$ , Signifikanz gegen Null (Sachs, 1973, S.329)

$$t = \frac{r \sqrt{n-2}}{\sqrt{1 - r^2}} \quad (FG = n-2)$$

$n$  = Anzahl Datenpunkte ( $x, y$ )

$r$  = Korrelationskoeffizient

- Kreisstatistik nach Batschelet (Batschelet, 1981)

- Hilfsmittel

Texas Instruments TI 58

Ciba-Geigy: Wissenschaftliche Tabellen

### II.3. Ergebnisse

#### II.3.1. Kontrastunterscheidung: Dressuren auf weisse und schwarze Türme

Falls bei der Erkennung der mit der Futterstelle assoziierten Marken der Helligkeitskontrast dominiert, müsste es möglich sein, zu jeder belohnten Markenkonstellation beliebiger Farbe eine andersfarbige zu finden, die aufgrund identischen Helligkeitskontrastes mit ihr verwechselt wird. Dazu muss jedoch zunächst geprüft werden, inwiefern verschiedene Helligkeitskontraste überhaupt unterschieden werden. Dieser Frage dienten die beiden ersten Versuche. Um nicht gezielt auf die Unterscheidung eines bestimmten Parameters zu dressieren, wurde  $dr_+ = dr_-$  verwendet.

In diesen beiden Versuchen war die Durchführung von Lerntests (siehe II.2.4.4.1.1) nicht sinnvoll. Der Lernerfolg konnte jedoch durch Messungen der Zeit, die die Bienen bis zum Auffinden der Belohnung haben, beurteilt werden.

Beim ersten Versuch erfolgte die Belohnung auf eine  $dr_+$ -Konstellation von 3 schwarzen Türmen (G16) vom Typ b (siehe Tab.1), beim zweiten auf eine von 3 weissen Türmen (G1) des gleichen Typs. Die 3 Türme standen an den 3 Eckpunkten eines gleichseitigen Dreiecks von 30 cm Seitenlänge. In den Unterscheidungstests wurde die Dressurkonstellation ( $t_c = dr_+$ ) gegen 16 verschiedene Grau-Stufen-Konstellationen ( $t_v = G1, G2, \dots, G16$ ) gleicher Anordnung je 4 mal getestet. Der Versuchstisch war mit weissen Plättchen belegt. Der Helligkeitskontrast der weissen Türme gegen den Untergrund (weisse Plättchen) betrug 0.22, der der schwarzen Türme 0.61. Der Kontrast gegen den Himmel betrug bei den weissen Türmen 0.01, bei den schwarzen 0.72 (siehe Tab.3).

### II.3.1.1. Dressur auf schwarze Türme

Bei diesem Versuch haben die Bienen bereits nach 20 Lernflügen innerhalb von 30 Sekunden nach dem Erscheinen an der Apparatur die Belohnung gefunden.

Abb.6 zeigt die Wahlhäufigkeiten (Mittelwerte und Standardabweichungen) zugunsten von  $t_c (=dr_+)$  bei allen durchgeführten Unterscheidungstests. Die Testkonstellation wird ab der Graustufe G12 mit der Dressurkonstellation nicht mehr verwechselt ( $p < 0.001$ ). Die Wahlhäufigkeit erreicht ihr Maximum (87.8%) bereits bei der Graustufe G8 ( $H = .49$ , vgl. Tab.2) und bleibt von da an praktisch unverändert hoch.

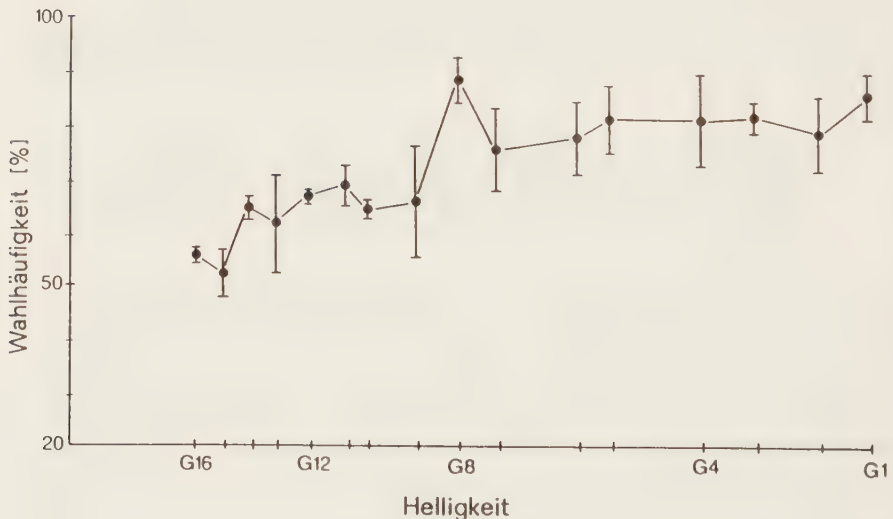


Abb.6: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_c = dr_+$  (G16) in den Unterscheidungstests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Die Kalibrierung der Abszisse entspricht der (relativen) Helligkeit der Graupapiere (links schwarz, rechts weiss). Streuungsmass:  $\pm$  Standardabweichung.

### II.3.1.2. Dressur auf weisse Türme

Bei dieser Dressur hatten die Bienen viel mehr Mühe als beim oben beschriebenen Versuch, den Belohnungsort zu finden. Der Suchflug bis zum Auffinden der Belohnung dauerte auch nach 150 Lernflügen jeweils länger als 3 Minuten.

Abb.7 zeigt die Ergebnisse der im Rahmen dieses Versuchs durchgeführten Unterscheidungstests. Die Dressurkonstellation wurde keiner der gebotenen Testkonstellation vorgezogen. Offensichtlich waren die Bienen nicht imstande, die hellen Türme als Orientierungshilfe zu benützen. Der Grund dafür könnte an dem schwachen Kontrast zwischen den Dressurmarken und der Tischplatte bzw. dem Himmel (siehe Tab.3) liegen.

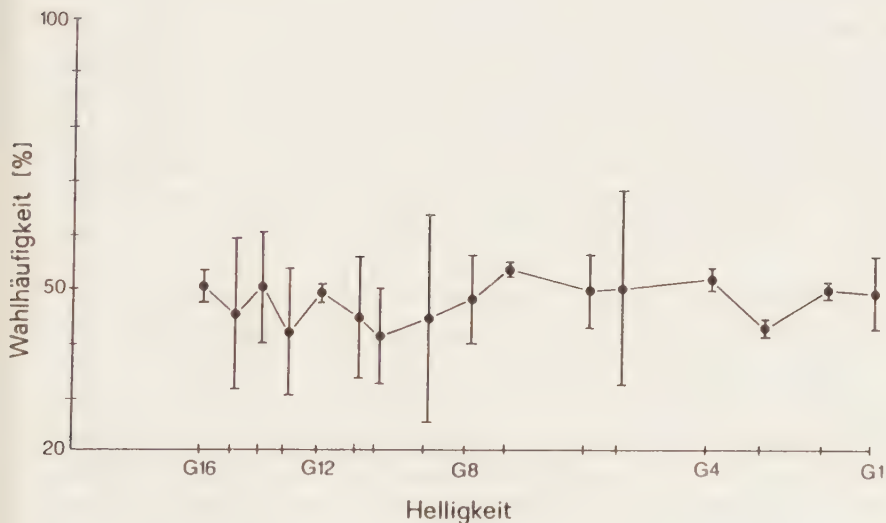


Abb.7: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_{dr}$  (G1) in den Unterscheidungstests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Erklärungen siehe Abb.6.

### II.3.1.3. Schlussfolgerungen

Die im ersten Versuch erzielten Ergebnisse (Abb.6) lassen darauf schliessen, dass der Kontrast ein wichtiger Parameter bei der Unterscheidung der Nahmarken ist. Die Bienen unterscheiden die schwarze Markenkonstellation von jeder helleren Konstellation, wenn ein ausreichender Helligkeitskontrast besteht. Die Kontrastunterschiede zwischen G16 und G12 betragen im Bezug auf den Tisch 0.26, im Bezug auf den Himmel 0.20 (vgl. Tab.3). Die Bienen unterscheiden die beiden Konstellationen signifikant ( $p = 0.02$ ,  $\chi^2$ -Test).

Die Ergebnisse des zweiten Versuchs zeigen darüber hinaus, dass das Erlernen und Erkennen der belohnten Markenkonstellationen nicht möglich ist, wenn diese mit dem Untergrund (Tisch) und/oder Hintergrund (Himmel) keinen genügend hohen Kontrast erzeugt. Die Ergebnisse der Unterscheidungstests (Abb.7) sind von der Helligkeit der jeweiligen Testkonstellaton praktisch unabhängig. Der Helligkeitskontrast zwischen G1 und Tisch betrug 0.22, zwischen G1 und Himmel 0.01. Der Vergleich mit den Ergebnissen des ersten Versuchs, bei dem  $\Delta m = 0.26$  bezüglich des Tisches bereits signifikante Unterscheidung ergab, lässt darauf schliessen, dass der Kontrast Marken-Himmel wichtiger ist als der Kontrast Marken-Tisch (siehe auch II.3.4).

Die ungewöhnliche Dressurkonstellation  $dr_+ = dr_-$  hat sich möglicherweise ungünstig auf die Kontrastunterscheidung ausgewirkt, war doch nicht auszuschliessen, dass während der Dressur gleichzeitig eine Adressur erfolgte (siehe unsteter Verlauf der Kurven in Abb.6 und 7). Vor allem bot aber das bei diesen Versuchen angewandte Dressurverfahren den Bienen keine Möglichkeit, die beiden alternativen Dressurkonstellationen voneinander zu unterscheiden (sie waren ja identisch). Erst in den Tests wurden die Bienen mit der Unterscheidungsaufgabe konfrontiert. Der bei den Tests gebotene Unterscheidungsparameter (Kontrast) konnte deshalb im ersten Versuch nur aufgrund angeborener Bewertungsleistungen wirksam werden. Im zweiten Versuch

war das nicht möglich: Die Dressurmarken boten zu geringen Kontrast.

Bei den weiteren Versuchen wurden die Bienen daher gezielt auf die Unterscheidung zweier Konstellationen dressiert ( $dr_+$ ,  $dr_-$ ).

### II.3.2. Kontrastunterscheidung: Dressuren auf farbige Türme

Im folgenden wurde zwar  $dr_+ \neq dr_-$  gewählt, aber versucht, nicht gezielt auf die zu testenden Parameter (Grösse, Farbe, Kontrast, Anordnung) zu dressieren. Bezüglich des Kontrasts gibt es dabei verschiedene Möglichkeiten:  $dr_-$  könnte sich von  $dr_+$  in der Grösse der Türme, in deren Farbe oder in beidem unterscheiden. Die gewählte Dressurkonstellation  $dr_+$  bestand jeweils aus 4 Türmen vom Typ c in der Farbe 161 (grün).  $dr_-$  in einem ersten Versuch (A) aus 4 kleinen Türmen (Typ b) der gleichen Farbe (161), im zweiten Versuch (B) ebenfalls aus 4 kleinen, zusätzlich aber andersfarbigen Türmen (Typ b; Farbe G12, ein Grau, das gleich hell ist wie die Farbe 161, Tab.2 ). Die 4 Türme standen an den 4 Eckpunkten eines Quadrates von 50 cm Seitenlänge. In den Tests wurden in beiden Fällen  $t_c = dr_+$  gegen Konstellationen  $t_{v(i)}$  von 4 gleich grossen Türmen (Typ c) in den Grau-Stufen G4, G8, G12 und G16 getestet.

#### II.3.2.1. Der Einfluss der negativen Dressurkonstellation

Abb.8A,B zeigen die in den beiden Versuchen bei den Unterscheidungstests erzielten Wahlhäufigkeiten. Obwohl die belohnte Dressurkonstellation  $dr_+$  in beiden Fällen dieselbe war (Türme vom Typ c in der Farbe 161), sind die beiden Kurven keineswegs identisch. In den gefundenen Unterschieden manifestiert sich der Einfluss der unbelohnten Dressurkonstellation  $dr_-$ , die im zweiten Versuch (Abb.8B) gleich hell war wie  $dr_+$ , aber nicht von gleicher Farbe. Die Bienen lernen zwar in beiden Fällen,

$dr_+$  von  $dr_-$  gut zu unterscheiden (Lernerfolg in Versuch A:  $WH = 87.9 \pm 4.3\%$ , in Versuch B:  $WH = 85.4 \pm 5.9\%$ ). In den Unterscheidungstests aber zeigt es sich, dass die Bienen den Farbunterschied zwischen  $dr_+$  und  $dr_-$  in Versuch B als zusätzliches Unterscheidungsmerkmal zu verwenden gelernt haben.

In beiden Versuchsreihen unterscheiden sich die Wahlhäufigkeiten nur im Bereich der dunkleren Grau-Stufen: Die Ergebnisse der Tests gegen die Grau-Stufen G16 und G12 lassen sich statistisch trennen ( $p < 0.01$ , t-Test), nicht aber die Ergebnisse der Tests gegen G8 und G4 ( $0.6 < p < 0.7$ ). G12 war im Versuch B die Farbe der negativen Dressurkonstellation, die Unterscheidungstests gegen G12 waren deshalb mit der Dressursituation bis auf die Markengrösse identisch. Die hohen Wahlhäufigkeiten, die bei diesen Tests erzielt wurden, sind eine direkte Konsequenz der Dressur. Sie wirkt sich auch in den Tests gegen G16 aus, wo zwar der erhöhte Helligkeitskontrast die Testkonstellation attraktiver macht (siehe II.3.2.2), aber die Wirksamkeit der Farbunterscheidung nicht aufzuheben vermag. Die Wirkung des Kontrasts manifestiert sich viel stärker im Versuch A, bei dem die Dressur keine Farbunterscheidung beinhaltet.

#### II.3.2.2. Das Zusammenwirken verschiedener Parameter bei der Erkennung der erlernten Nahmarkenkonstellation

Die Ergebnisse der beiden oben beschriebenen Versuche (Abb.8A und B) erlauben neben der sinnvollen Wahl von  $dr_-$  noch weitere Aussagen. Sie zeigen nämlich, dass weder die Helligkeits- noch die Farbunterscheidung allein für die erzielten Wahlhäufigkeiten verantwortlich sein kann: Wenn die Ergebnisse der Unterscheidungstests allein auf die Helligkeitsunterscheidung beruhten, müssten beide Kurven (Abb.8A und B) U-förmig verlaufen, denn das Farbpapier G12 ist gleich hell wie die Farbe 161 und müsste daher gleich häufig gewählt werden. Das ist nicht der Fall. Wenn hingegen allein die Farbunterscheidung für die Ergebnisse verantwortlich wäre, müssten alle grauen Testkon-

stellationen ( $t_v$ ) in beiden Versuchen von der Testkonstellation  $t_c (=dr_+)$  gleich gut unterschieden werden. Auch das ist nicht der Fall.

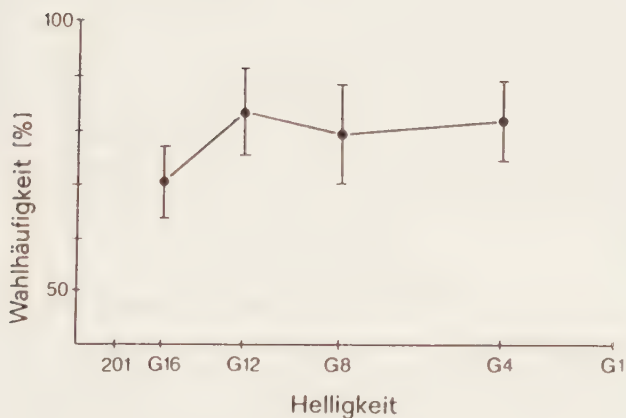
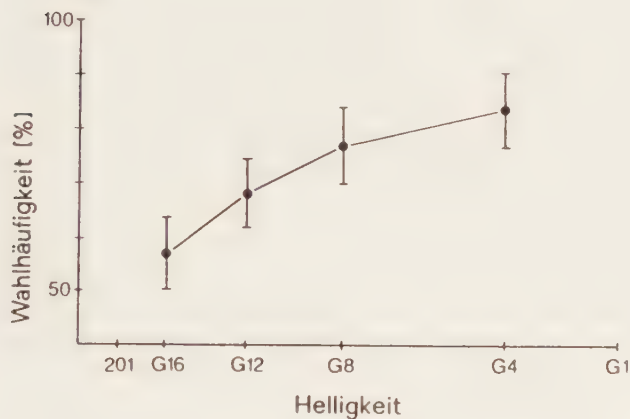


Abb.8: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_c=dr_+$  (161) in den Unterscheidungstests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse).

A: nach Dressur gegen  $dr_- = 161$

B: nach Dressur gegen  $dr_- = G12$

Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.

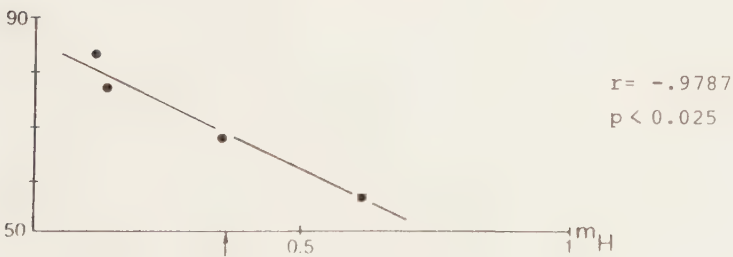
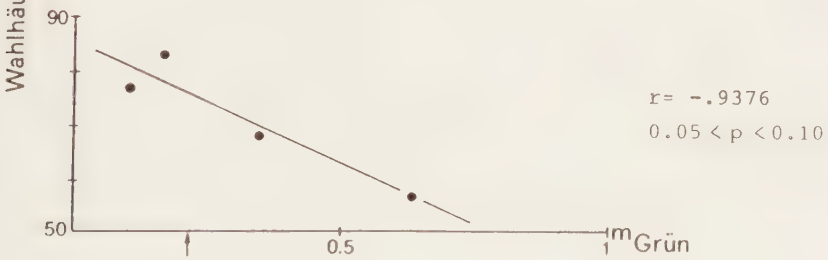
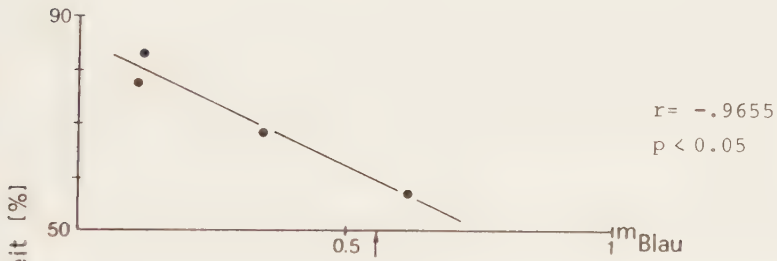
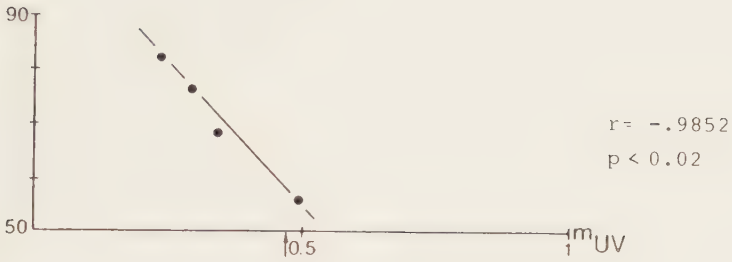
Allerdings zeigen die im Versuch A (Abb.8A) erzielten Wahlhäufigkeiten eine deutliche Abhängigkeit von der Helligkeit der Testkonstellation und somit von den Kontrasten, die diese mit dem Unter- und Hintergrund erzeugen. Auf eine solche Abhängigkeit kann im Versuch B (Abb.8B) nicht geschlossen werden. Abb.9 und 10 zeigen die Ergebnisse der entsprechenden Korrelationsanalysen. Es wurden sowohl die Helligkeitskontraste als auch die spezifischen Farbkontraste im Bezug auf die Tischplatte (Abb.9A, 10A) und den Himmel (Abb.9B, 10B) betrachtet. Eine straffe Korrelation zwischen den erzielten Wahlhäufigkeiten und den jeweiligen Kontrastwerten lässt sich nur im Versuch A (Abb.9A, 10A) feststellen. Darin manifestiert sich die Rolle der Farbunterscheidung, auf die im Versuch B gezielt dressiert wurde. In den Tests vermag sie die Rolle des Kontrasts massgebend zu schwächen. Der Grauton der negativen Dressurkonstellation  $dr_-$  (=G12) wird also von den Bienen miterlernt.

Einem Vergleich der Regressionsgeraden für die einzelnen Farbkontraste kann man entnehmen, dass in beiden Versuchen die niedrigsten Wahlhäufigkeiten zugunsten von  $t_c$  dann erzielt wurden, wenn  $t_v$  sowohl gegen den Tisch wie auch gegen den Himmel einen grösseren Helligkeitskontrast und einen grösseren Grünkontrast bot als die belohnte Markenkonstellation, aber ähnliche Kontraste wie diese im UV und im Blau aufwies (siehe Pfeile auf der Abszisse im Abb.9 und 10, die die Kontrastwerte von  $dr_+$  angeben).

---

Abb.9: Regressionsanalysen zur Prüfung der Korrelation zwischen den erzielten Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_c=dr_+$  (161) und den jeweiligen Kontrastwerten der alternativen Testkonstellation  $t_v$  im Bezug auf die Tischplatte. Abszisse: UV-, Blau-, Grün- und Helligkeitskontrast (von oben nach unten).  
 A: Versuch A  
 B: Versuch B  
 Pfeil: Der entsprechende Kontrastwert von  $t_c=dr_+$   
 Zur Berechnung der m-Werte siehe Tab.3.

Abb.10: Wie Abb.9, doch Kontrastwerte der Marken im Bezug auf den Himmel berechnet.



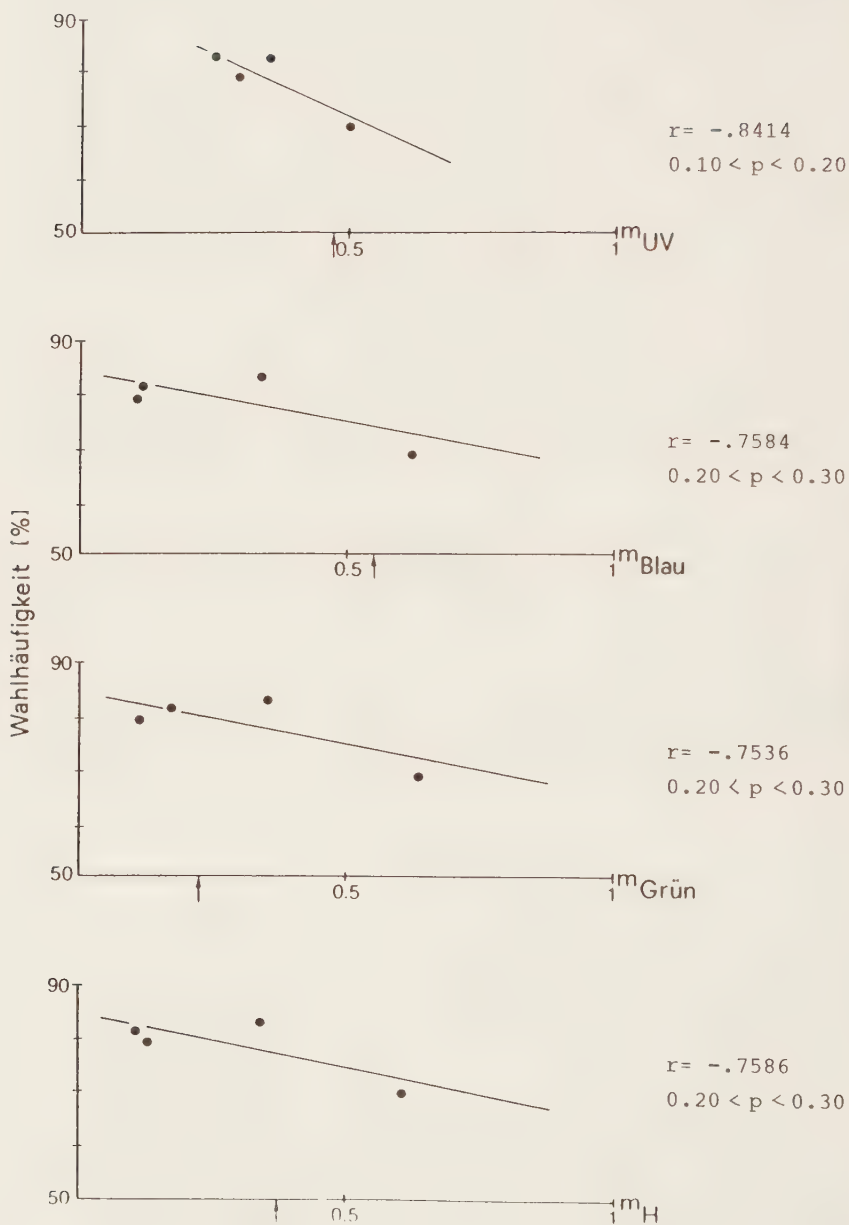
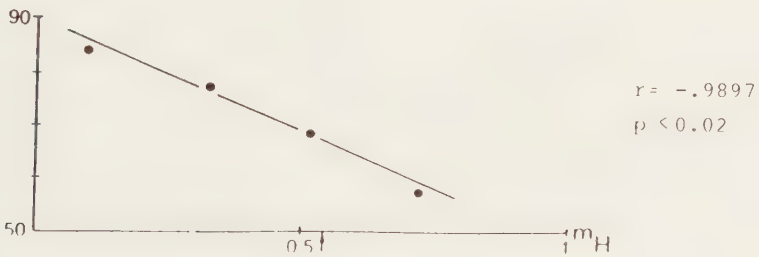
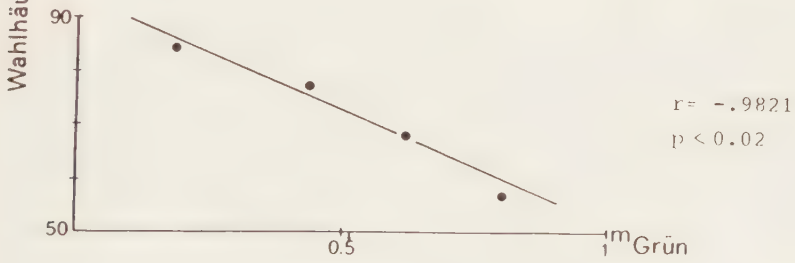
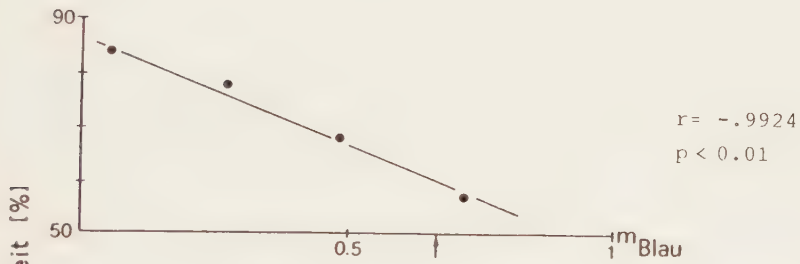
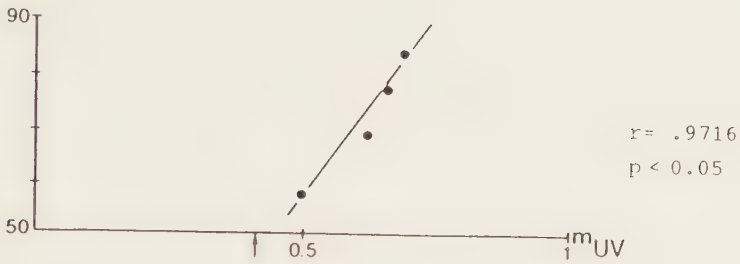
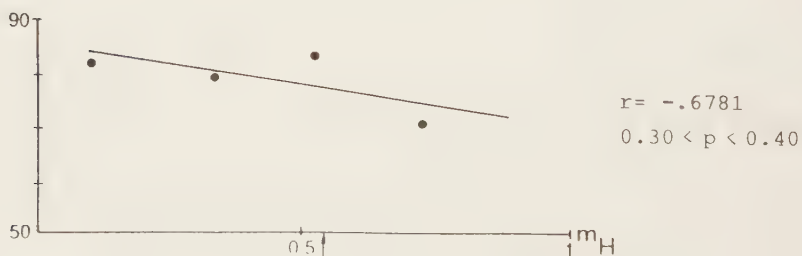
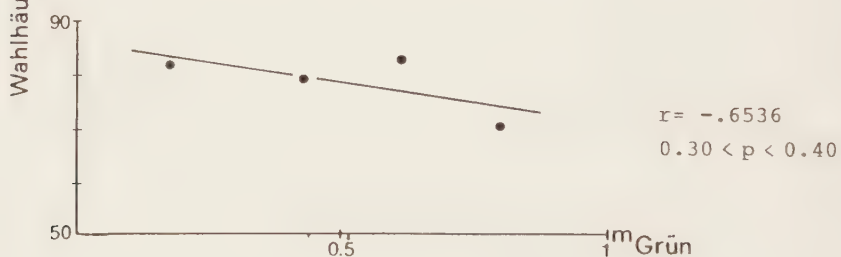
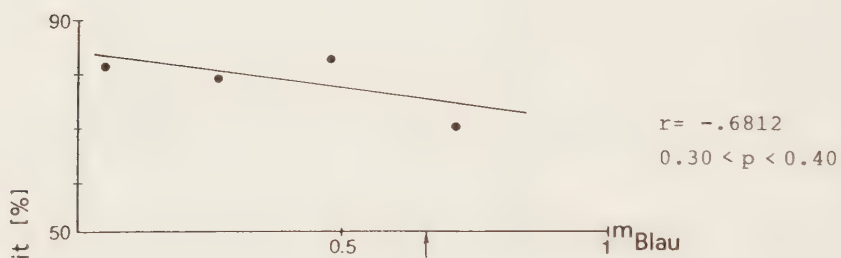
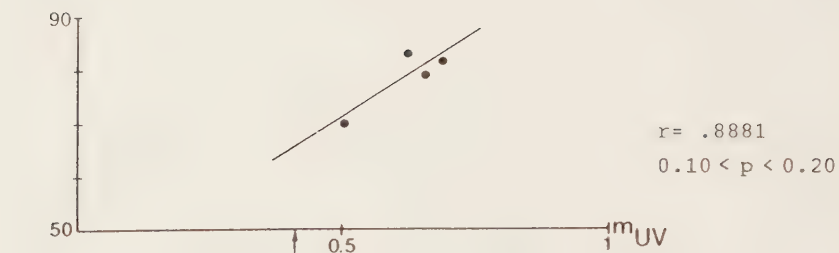


Abb. 10A





Diese Ergebnisse können zwei Ursachen haben, die einander nicht auszuschliessen brauchen: (1) Die Erhöhung des Helligkeits- und/oder des Grünkontrasts erhöht die Reizwirksamkeit der Marken, was eine Erniedrigung der Wahlhäufigkeiten zugunsten von  $t_C = dr_+$  zur Folge hat. (Die hohe Reizwirksamkeit von kontrastreichen Marken wurde schon im Versuch II.3.1 festgestellt.) (2) der UV- und/oder Blau-Kontrast wird absolut erlernt und im Test wiedererkannt, was bewirkt, dass Konstellationen, die im UV- oder Blau-Kontrast der belohnten Dressurkonstellation ähnlich sind, vermehrt gewählt werden. Diese Möglichkeit kann nur dann bestätigt oder abgewiesen werden, wenn eine Dressurkonstellation verwendet wird, die bezüglich UV- und Blau-Kontrast mittlere Werte bietet, d.h. sowohl gegen grössere als auch gegen kleinere Kontrastwerte getestet werden kann (was in II.3.1 nicht der Fall war): Die Wahlhäufigkeitskurven müssten dann U-förmig verlaufen (siehe dazu II.3.3.3).

#### II.3.2.3. Schlussfolgerungen

Wenn auf Farbunterscheidung dressiert wird, kommt dem Parameter "Farbton" eine besonders dominante Rolle zu. Nach "farbneutraler" Dressur macht sich dagegen die Kontrastunterscheidung stark bemerkbar. Um auszuschliessen, dass die Farbtonunterscheidung die Wirksamkeit der Kontrastunterscheidung überdeckt, wird bei den weiteren Versuchen eine alternative Dressurkonstellation  $dr_-$  geboten, die sich allein in der Grösse der Türme, nicht aber in deren Farbe von der belohnten Dressurkonstellation  $dr_+$  unterscheidet.

Sowohl die Farbe als auch der Kontrast haben sich als reizwirksam erwiesen. Im folgenden sollen die Rolle von Farbe und Kontrast anhand von Transfertesten (II.2.4.4.1.3) abgegrenzt werden: Nach Dressuren auf farbige Markenkonstellationen wird in diesen Tests nicht die farbige Konstellation, sondern eine gleich helle graue Konstellation gegen die anderen Graustufen getestet.

### II.3.3. Helligkeits- versus Farbkontrast

Bei den im folgenden beschriebenen zwei Versuchen wurde bei jeder Dressur eine andere Farbe verwendet: Im ersten Versuch Farbe 161 (für den menschlichen Beobachter "dunkelgrün"), im zweiten Farbe 178 ("hellgrün"). In beiden Fällen waren  $dr_+$  und  $dr_-$  von gleicher Farbe, aber nicht von gleicher Grösse:  $dr_+ = 4$  Türme vom Typ c,  $dr_- = 4$  Türme vom Typ b (siehe Tab.1). Da die belohnte und die unbelohnte Marken-Konstellation den gleichen Farbton besaßen, konnte während der Dressur der Farbton nicht als Unterscheidungskriterium dienen. In diesem Sinne waren diese Dressuren "farbneutral". Zu jeder Dressurfarbe stand eine gleich helle Graustufe zur Verfügung (Tab.2), die in Transfer-tests gegen andere Graustufen getestet wurde. Der Vergleich der Ergebnisse der Transfertests mit den Ergebnissen der Unterscheidungstests, bei denen die farbige Dressurkonstellation gegen alle grauen Konstellationen getestet wurde, ermöglicht es, die Bedeutung von Helligkeits- und Farbkontrast gegeneinander abzugrenzen. Als Untergrund dienten in beiden Versuchen weisse Tischplättchen.

Im Rahmen der Dressur auf die Markenkongstellatlon Farbe 161 wurden die Ergebnisse der Unterscheidungstests bereits in II.3.2 (Abb.8A) dargestellt. Im folgenden kommen die Ergebnisse der Transfertests und der Vergleich mit dem Versuch nach Dressur auf die Farbe 178 hinzu.

#### II.3.3.1. Lerntests

Tab.5 zeigt die bei den Lerntests beider Dressuren erzielten Wahlhäufigkeiten. Der Lernerfolg war in beiden Fällen grösser als 80%. Die Unterschiede zwischen den beiden Tests lassen sich statistisch nicht sichern ( $0.3 < p < 0.4$ , t-Test).

| Dressurfarbe | Anzahl Tests | Mittelwert und Standardabweichung | Anzahl Lernakte |
|--------------|--------------|-----------------------------------|-----------------|
| 161          | 5            | 87.7±5.1%                         | 22.8±4.6        |
| 178          | 3            | 83.9±4.5%                         | 15.3±3.5        |

Tab.5: Ergebnisse der Lerntests nach Dressuren auf die Farben 161 und 178.

### II.3.3.2. Unterscheidungstests

Abb.11 zeigt die in beiden Versuchen bei den Unterscheidungstests erzielten Wahlhäufigkeiten als Funktion der jeweiligen alternativen Testkonstellation  $t_v$  (Abszisse). In beiden Fällen wurde die farbige Dressurkonstellation allen grauen Konstellationen deutlich vorgezogen, auch jenen Konstellationen, die jeweils von gleicher Helligkeit waren (G12 im Falle von 161, G8 im Falle von 178). Die jeweilige Farbe der Dressurkonstellation dominiert in beiden Fällen über den Helligkeitskontrast.

Die Wirksamkeit des Kontrasts manifestiert sich allein in der Kurve für die Farbe 161, bei der schon unter II.3.2.2 eine straffe Korrelation zwischen den erzielten Wahlhäufigkeiten und den Helligkeitswerten der einzelnen Grau-Stufen gefunden wurde. Die Farbe 178 ist heller als die Farbe 161 (Tab.2). Die dunkleren Grau-Stufen werden ihr - im Gegensatz zu den Ergebnissen nach Dressur auf die Farbe 161 - nicht vorgezogen. Das bedeutet, dass bei der Dressur auf die Konstellation der Farbe 178 nur der Farbton, nicht aber der Kontrast bei der Erkennung der Marken verwendet wurde.

In Uebereinstimmung mit den unter II.3.1.3 dargestellten Ergebnissen zeigt sich auch hier, dass der Helligkeitskontrast einen bestimmten Wert übertreffen muss, um in den Lernvorgang mit einbezogen zu werden. Es ist allerdings auch denkbar, dass die Farbe 178 attraktiver ist als die Farbe 161 und deshalb allen

Grau-Stufen gegenüber gleichermassen bevorzugt wird. Das könnte in Spontanwahl-Versuchen abgeklärt werden.

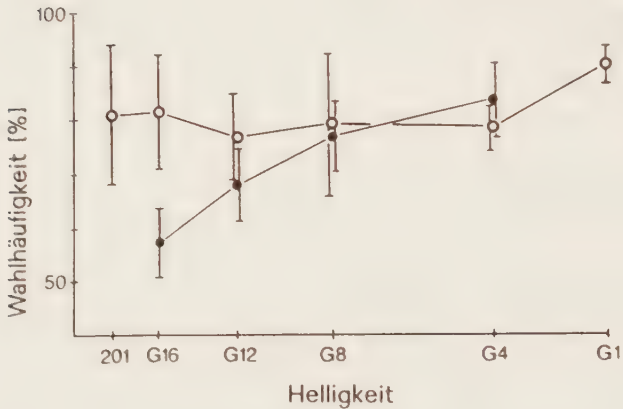


Abb.11: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_C = dr_+$  in den Unterscheidungstests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.  
 volle Kreise:  $dr_+ = 161$   
 offene Kreise:  $dr_+ = 178$

#### II.3.3.3. Transfertestes

Abb.12A (Dressurfarbe 161) und 12B (Dressurfarbe 178) zeigen die Ergebnisse der Transfertestes (offene Kreise) ( $t_C$  = grau der gleichen Helligkeitsstufe wie die Dressurfarbe). Zum Vergleich sind auch die bereits in II.3.3.2 (Abb.11) gezeigten Ergebnisse der Unterscheidungstests (volle Kreise) dargestellt.

In beiden Versuchen liegen die bei den Transfertestes erzielten Wahlhäufigkeiten deutlich tiefer als bei den entsprechenden Unterscheidungstests. Im Abstand der Kurven in Richtung Ordinate kommt der Einfluss des erlernten Farbtöns zum Ausdruck. Der

Verlauf der jeweiligen Kurvenpaare ist jedoch auffallend ähnlich. Die Reizwirksamkeit der Markenkonstellation sowohl in den Unterscheidungstests als auch in den Transfertests kann demnach nicht allein an der Farbtonunterscheidung liegen.

In den Transfertests stimmte  $t_C$  mit  $dr_+$  allein im Helligkeitskontrast überein. Doch wurde  $t_C$  keineswegs allen anderen Graustufen vorgezogen. Nach der Dressur auf die Konstellation der Farbe 161 wurde die Konstellation G12 (gleich hell wie 161) nur gegenüber den 3 helleren, nicht aber gegenüber den beiden dunkleren Konstellationen bevorzugt gewählt (G1, G4:  $p < 0.001$ ; G8:  $p < 0.05$ ; G16, 201:  $p < 0.20$ ; Abb.12A). Nach der Dressur auf die Konstellation der Farbe 178 wurde die Konstellation G8 (gleich hell wie 178) nur gegenüber der allerhellsten Graustufe (G1) deutlich bevorzugt ( $p < 0.05$ , Abb.12B). Erneut zeigt sich, dass die Reizwirksamkeit der Marken mit Steigerung des Kontrasts wächst, der Kontrastwert aber nicht absolut erlernt wird.

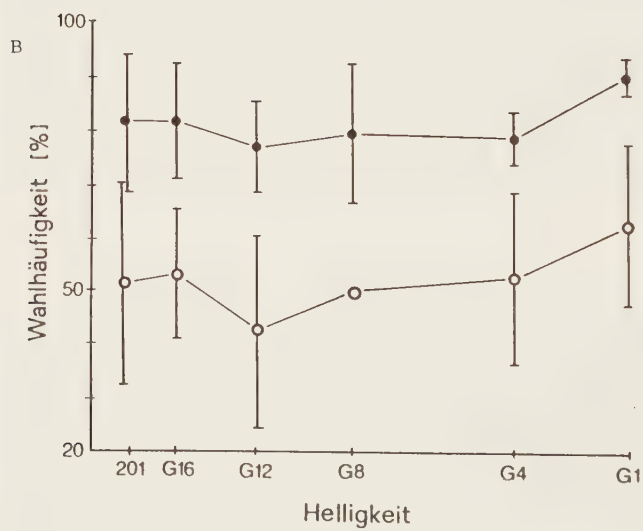
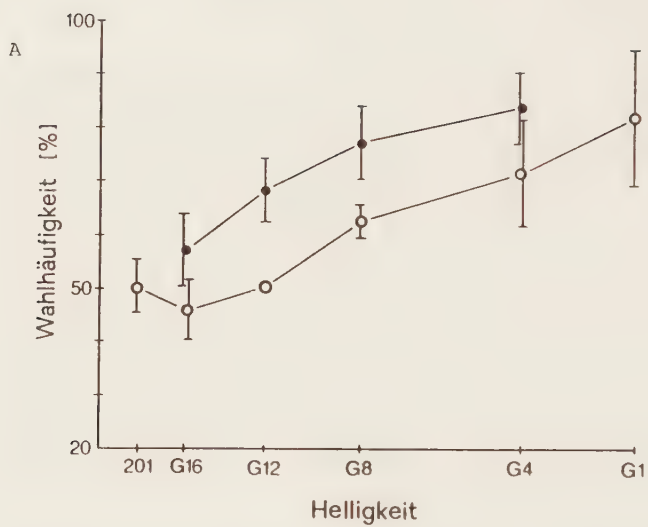
Die Wahlhäufigkeiten bei den Transfertests nach Dressur auf die Farbe 161 sind straff korreliert mit den Helligkeits- und spezifischen Farbkontrasten (Abb.13A und 14A) - wie das schon bei den Unterscheidungstests der Fall war. Das trifft nach der Dressur auf die Farbe 178 weder bei den Unterscheidungs- (Abb.15A und B) noch bei den Transfertests (Abb.13B und 14B) zu. Damit lässt sich die oben (II.3.2.2) gestellte Frage beantworten.

---

Abb.12: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_C = dr_+$  in den Unterscheidungstests (volle Kreise) und zugunsten der Testkonstellation  $t_C \neq dr_+$  in den Transfertests (offene Kreise). Variierender Testparameter: Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.

A: nach Dressur auf 161

B: nach Dressur auf 178



Die Farbkontraste, die die belohnte Konstellation der Farbe 178 im UV und im Blau sowohl gegen den Tisch als auch gegen den Himmel erzeugt, liegen im mittleren Bereich (siehe Pfeile in den Abb.13B und 14B), so dass sowohl höhere als auch tiefere UV- und Blaukontraste gegen sie getestet werden konnten. In den Unterscheidungs- (Abb.15A und B) und Transfertests (Abb.13B und 14B) wird jene Testkonstellation am häufigsten gewählt, deren UV- und Blaukontraste mit denen der Dressurkonstellation am besten übereinstimmen. Konstellationen, die entweder mehr oder weniger UV- und Blaukontrast bieten, werden schwächer gewählt. Das war nicht der Fall, wenn Helligkeits- und Grünkontrast der Dressurkonstellation mittlere Werte aufwiesen (siehe Abb.9A und 10A).

---

Abb.13: Regressionsanalysen zur Prüfung der Korrelation zwischen den erzielten Wahlhäufigkeiten zugunsten der Testkonstellation  $t_C \neq dr_+$  in den Transfertests und den jeweiligen Kontrastwerten der alternativen Testkonstellation  $t_v$  im Bezug auf die Tischplatte. Abszisse: UV-, Blau-, Grün- und Helligkeitskontrast (von oben nach unten).

A: nach Dressur auf 161

B: nach Dressur auf 178

Pfeil: Der entsprechende Kontrastwert von  $dr_+$

Abb.14: Wie Abb.13, doch Kontrastwerte gegen den Himmel gemessen.

Abb.15: Regressionsanalysen zur Prüfung der Korrelation zwischen den erzielten Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_C = dr_+$  (178) und der Kontrastwerte der grauen Testkonstellation  $t_v$ . Abszisse: UV-, Blau-, Grün- und Helligkeitskontrast (von oben nach unten).

A: Kontrast Marken-Tischplatte

B: Kontrast Marken-Himmel

Pfeil: Der entsprechende Kontrastwert von  $dr_+$  (=178)

Abb.13A

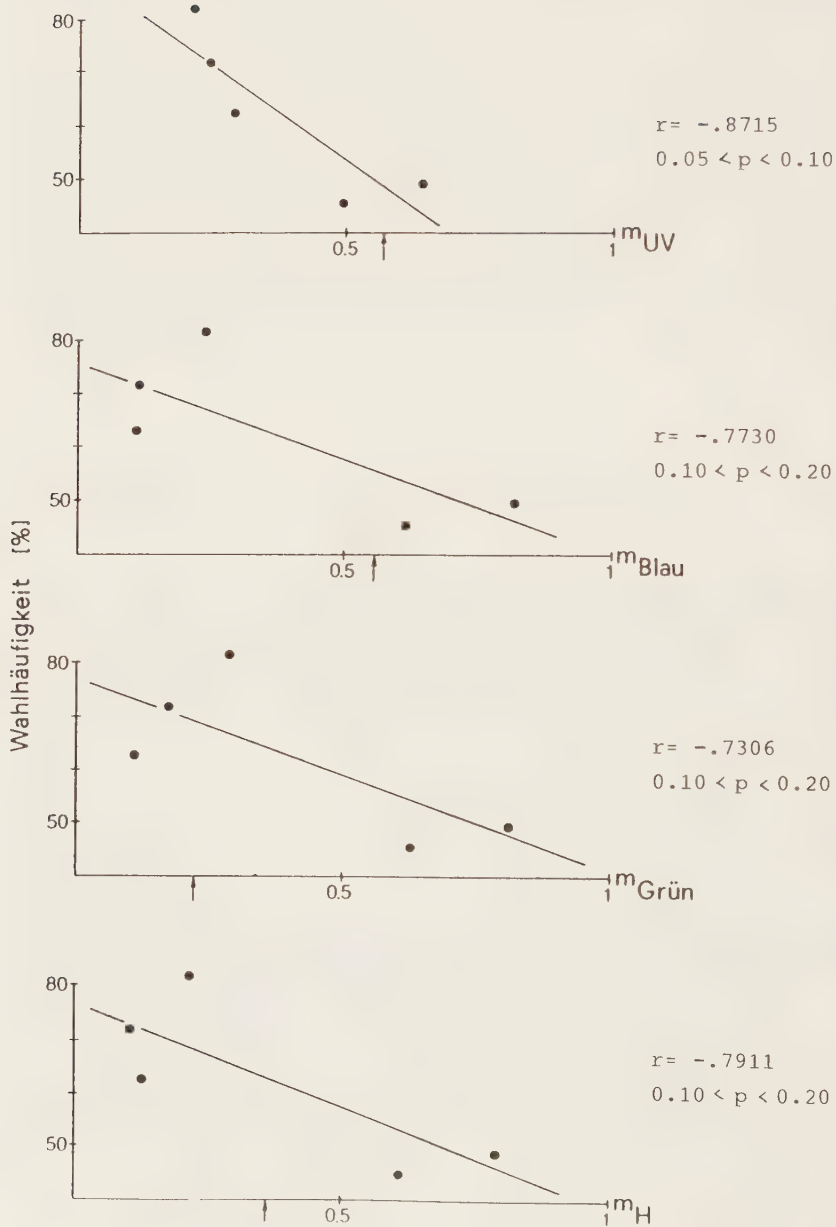


Abb.13B

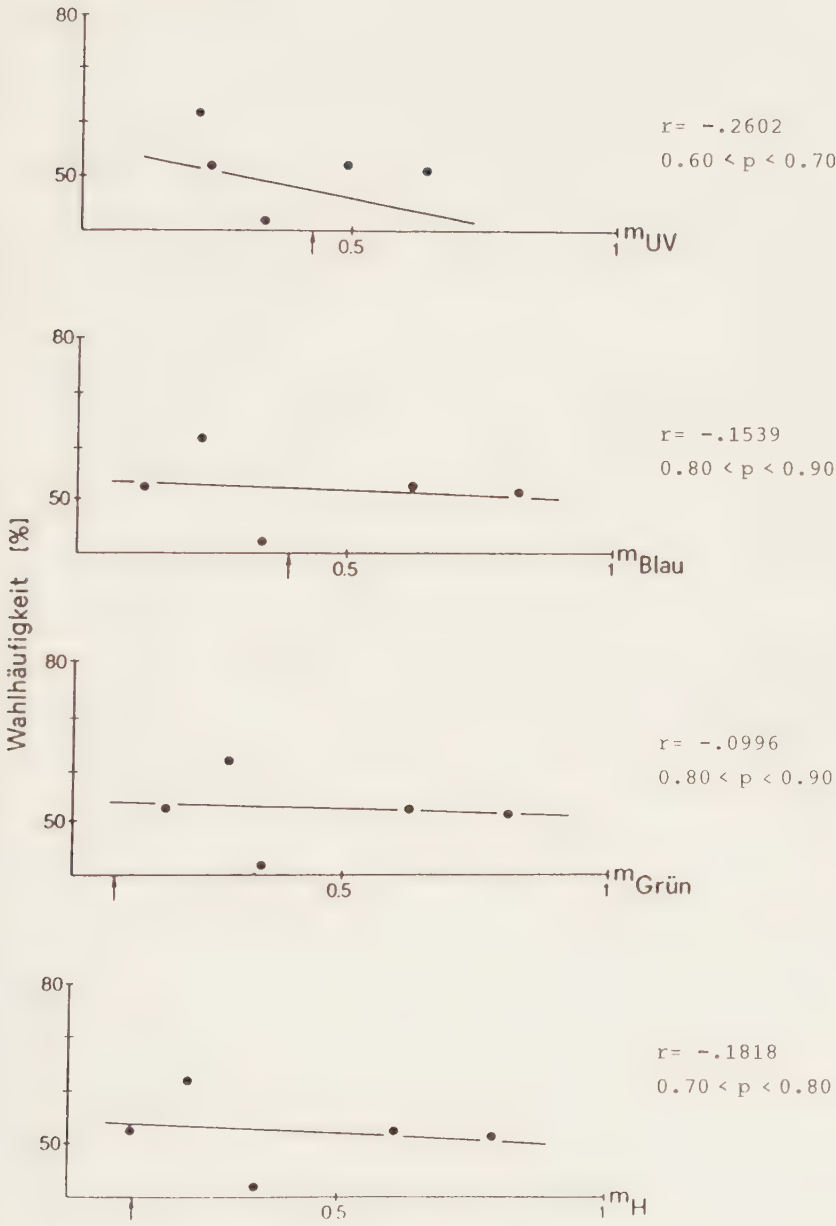


Abb. 14A

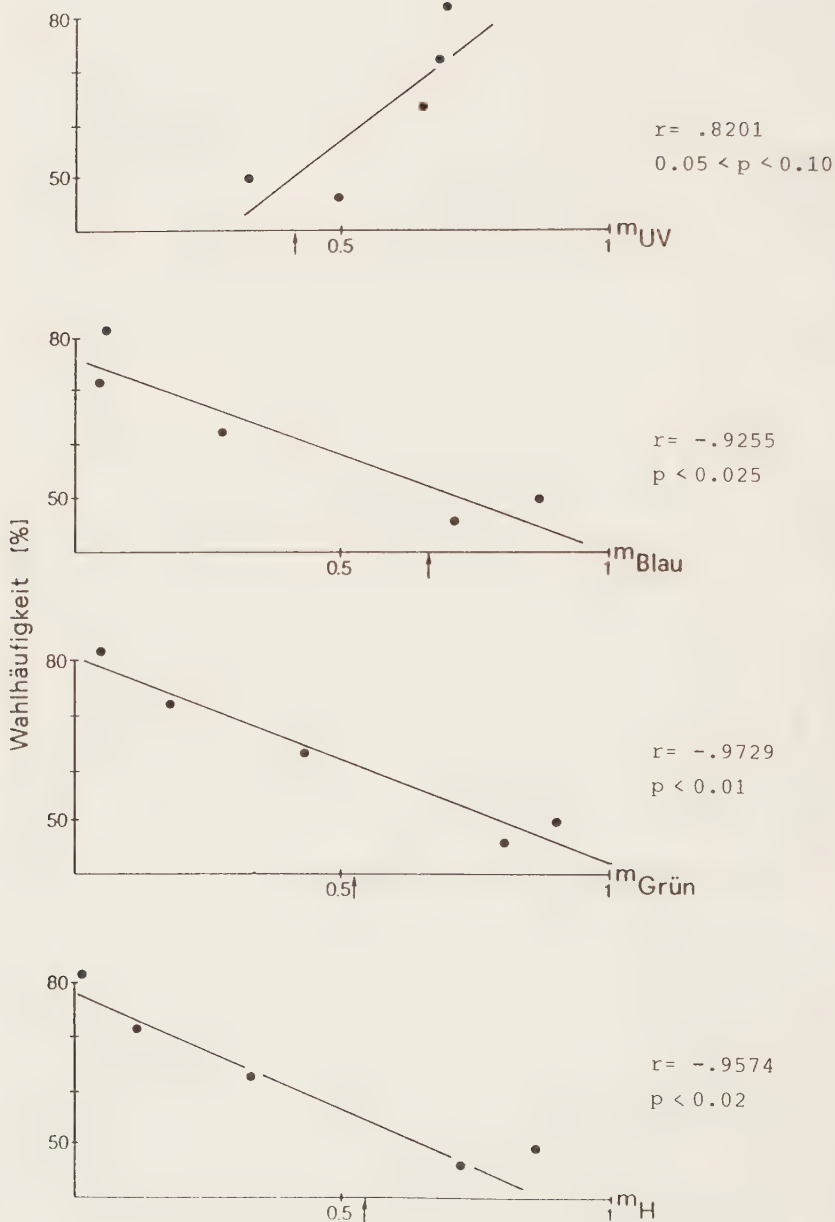
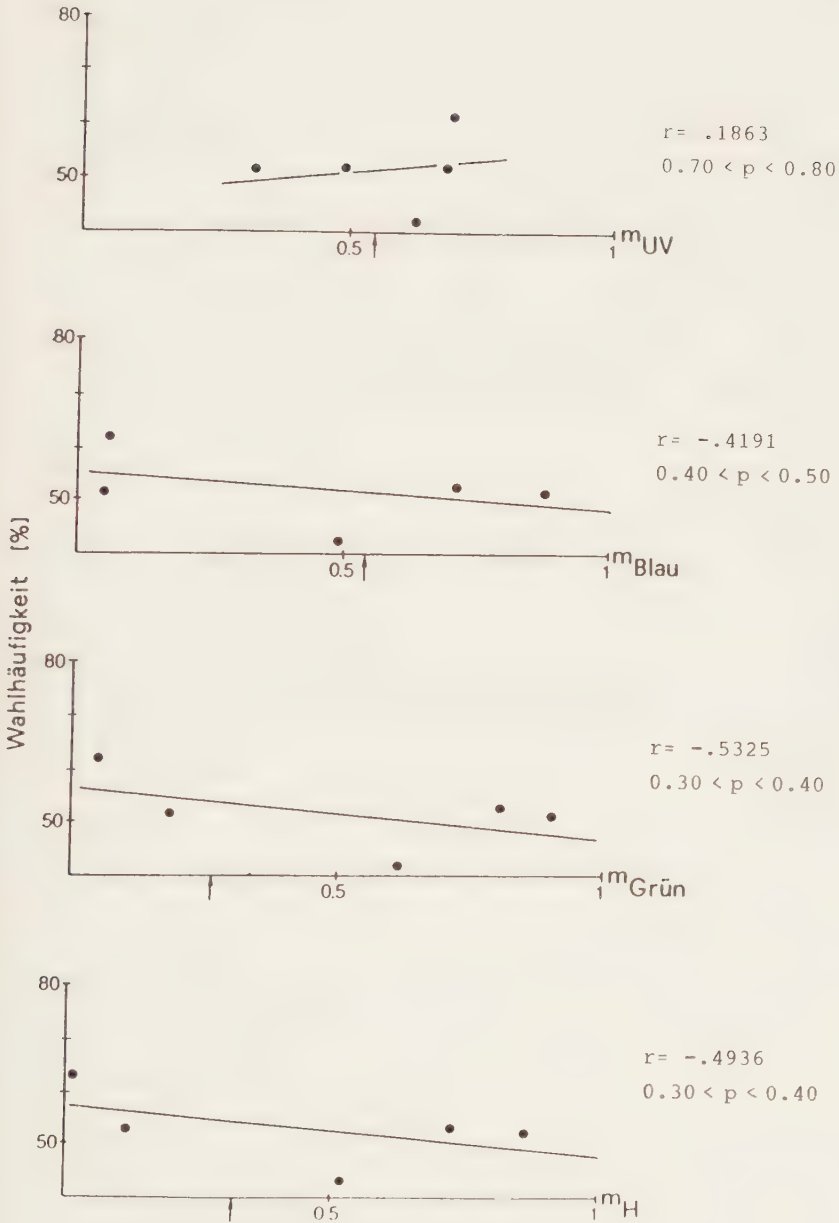
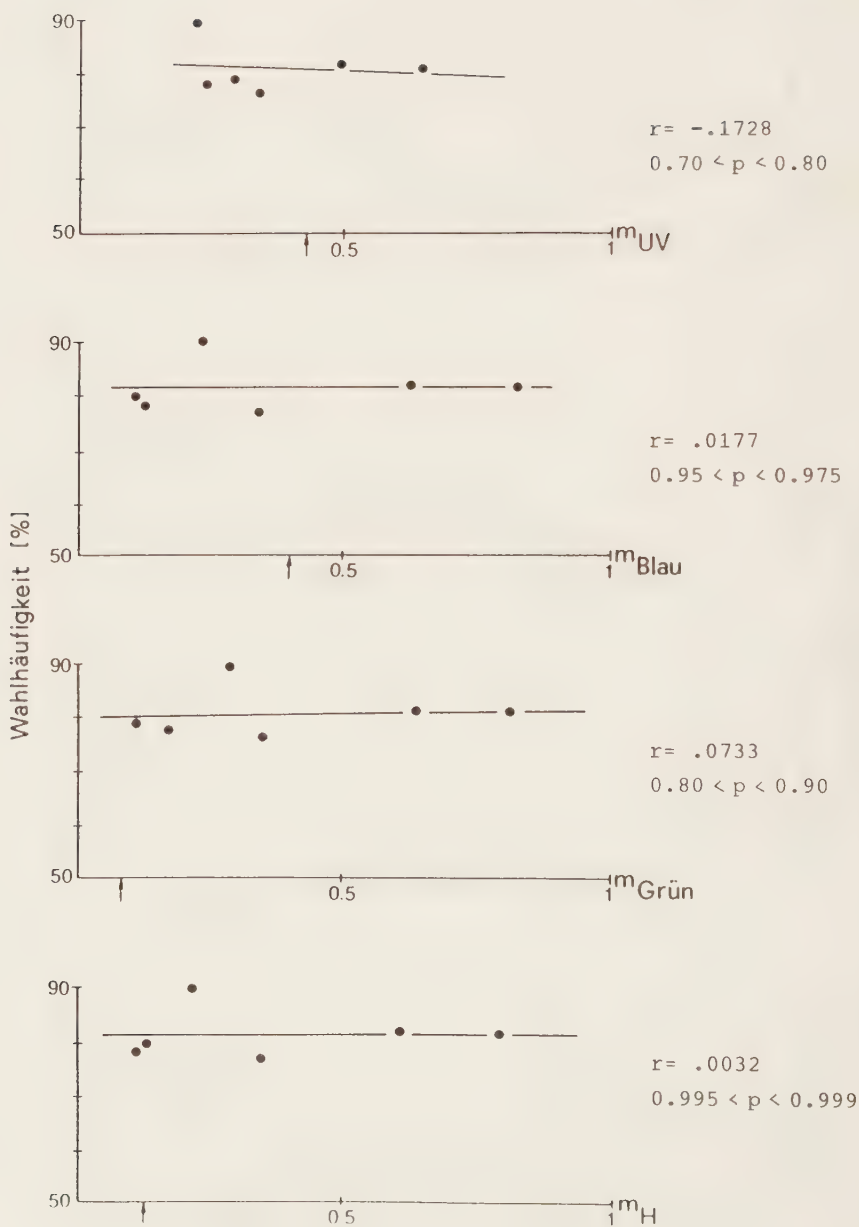
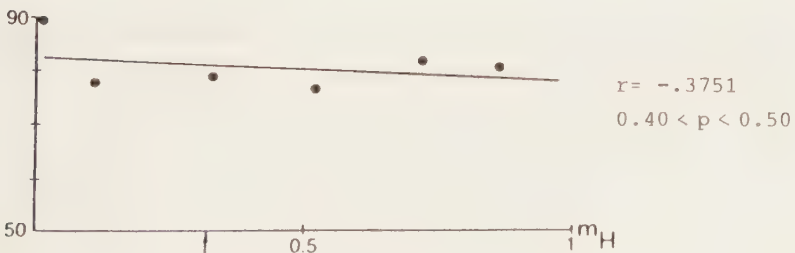
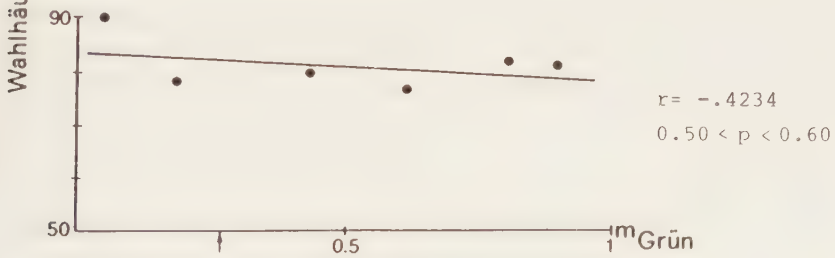
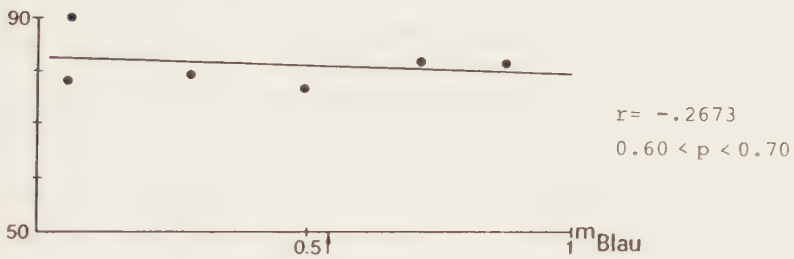
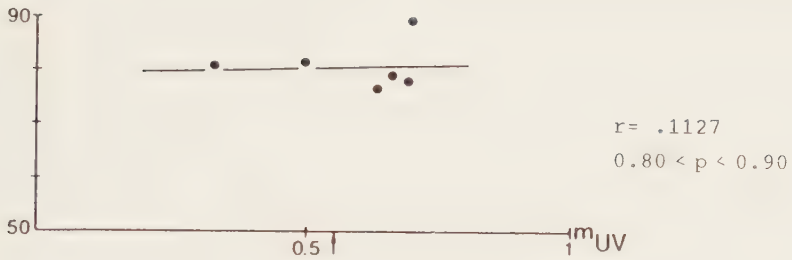


Abb. 14B







#### II.3.3.4. Schlussfolgerungen

Der Farbton der Markenkonstellation spielt nach Dressur auf farbige Konstellationen eine dominierende Rolle (Unterscheidungstests, Abb.12A,B): Die farbige Konstellation wird mit keiner der grauen Konstellationen verwechselt - auch nicht mit derjenigen, die den gleichen Helligkeitskontrast bietet. Allerdings gewinnt der Helligkeitskontrast an Reizwirksamkeit, wenn die belohnte Konstellation genügend Kontrast bietet. Nach einer solchen Dressur wählen die Bienen eine gebotene Konstellation umso häufiger, je mehr Helligkeitskontrast sie enthält (Abb.11, volle Kreise). Das ist auch dann der Fall, wenn Farbunterscheidung ausgeschlossen wird (Transfertestes, Abb.12A). Die absoluten Helligkeitskontrastwerte der farbigen belohnten Konstellationen werden demnach nicht abstrahiert. Allerdings scheinen spezifische Farbkontraste (im UV und/oder Blau) absolut erlernt werden zu können.

Um die Wirksamkeit des Kontrasts unter Ausschluss der dominierenden Rolle des Farbtons zu untersuchen, werden im folgenden die hier beschriebenen Transfertestes nach Dressur auf eine graue Konstellation wiederholt.

#### II.3.4. Dressuren auf graue Markenkonstellationen

Um den Einfluss einer Farbdressur auszuschliessen, wurden bei den hier genannten Tests bei Dressur und Test graue Markenkonstellationen verwendet. In beiden Versuchen dienten als  $dr_+$  4 Türme vom Typ c in der Grau-Stufe G12, als  $dr_-$  4 Türme vom Typ b in der gleichen Grau-Stufe. In den Tests war  $t_c = dr_+$ . Als  $t_v$  dienten jeweils 4 Türme vom Typ c, die sich von  $t_c$  allein in der Grau-Stufe unterschieden.

Um gleichzeitig die Rolle des Kontrastes Marken-Untergrund unabhängig von der Rolle des Kontrastes Marken-Hintergrund zu erfassen (vgl. II.3.1), war der Tisch beim ersten Versuch mit weissen, beim zweiten mit schwarzen Plättchen ausgelegt.

#### II.3.4.1. Lerntests

Beide Versuche ergaben gute Lernerfolge. Die erzielten Wahlhäufigkeiten bei den Lerntests auf dem weissen Tisch ( $80.6 \pm 4.9\%$ ) lassen sich von denen auf dem schwarzen Tisch ( $84.4 \pm 8.6\%$ ) statistisch nicht trennen ( $0.4 < p < 0.5$ , t-Test).

#### II.3.4.2. Unterscheidungstests

Abb.16 zeigt die Ergebnisse der bei diesen Versuchen durchgeführten kritischen Tests. Die beiden Kurven sind praktisch identisch. In beiden Fällen wird  $t_c = dr_+$  allen anderen Graustufen vorgezogen. Die Erhöhung des Kontrasts zwischen Marken und Tischplatte und zwischen Marken und Himmel bewirkt (im Gegensatz zu den Ergebnissen unter II.3.2.2 und II.3.3.2, siehe Abb.8A) keine Steigerung der Wahlhäufigkeiten: Die dunkleren Konstellationen auf dem weissen Tisch (Abb.16, volle Kreise) und die helleren auf dem schwarzen Tisch (Abb.16, leere Kreise) werden der Dressurkonstellation nicht vorgezogen, obwohl sie mehr Kontrast als diese erzeugen (siehe Tab.2).

Wenn man die in diesem Versuch erzielten Wahlhäufigkeiten auf ihre Korrelation mit den Helligkeitskontrasten der gebotenen Testkonstellationen prüft, lässt sich - wie schon aus dem Verlauf der Wahlhäufigkeitskurven (Abb.16) zu erwarten ist - in keinem Fall eine Korrelation finden. Dasselbe gilt für die spezifischen Farbkontraste, da sich die Graustufen im Farbton kaum unterscheiden (siehe auch II.3.2.2, Abb.9).

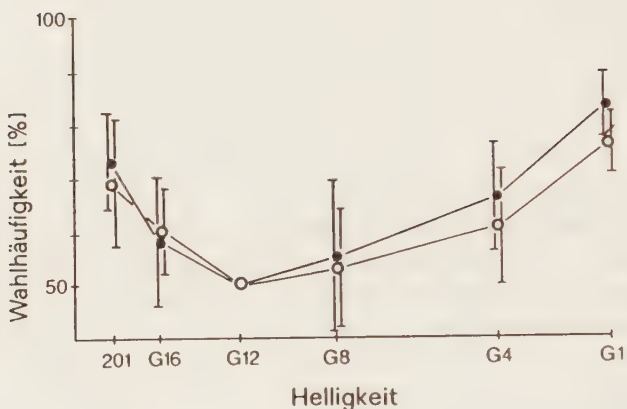


Abb.16: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_C=dr_+$  in den Unterscheidungstests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.  
 volle Kreise: Dressur auf weissem Tisch  
 leere Kreise: Dressur auf schwarzem Tisch

#### II.3.4.3. Schlussfolgerungen

Offenbar können die Bienen die Helligkeit und somit den Kontrast der Markenkonstellation erlernen und wiedererkennen, wenn dieser Parameter der einzige bei der Unterscheidungsaufgabe verfügbare Parameter ist, d.h. wenn Farbtonunterscheidung aufgrund der Dressur ausgeschlossen ist. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen II.3.1.1 zeigt es sich, dass die Bienen die Dressurkonstellation umso besser von der alternativen Testkonstellation unterscheiden, je grösser die Helligkeitsunterschiede zwischen den beiden sind. Es zeigt sich darüber hinaus - was in II.3.1.1 nicht erfasst werden konnte, weil dort auf die dunkelste (nämlich auf die schwarze) Konstellation dressiert worden war - dass der Markenkontrast unter diesen Umstän-

den absolut erlernt werden kann: Die jeweilige Dressurkonstellation wird sowohl gegenüber helleren Marken, die mehr Kontrast auf dem schwarzen und weniger Kontrast auf dem weissen Tisch erzeugen, als auch gegenüber dunkleren Marken, die mehr Kontrast auf dem weissen und weniger Kontrast auf dem schwarzen Tisch liefern, bevorzugt gewählt.

Aus dem nahezu gleichen Verlauf der beiden Kurven (Abb.16) lässt sich schliessen, dass der Kontrast Marken-Himmel eine wichtigere Rolle spielt als der Kontrast Marken-Tisch, denn ersterer war in beiden Versuchen gleich (0.52). Das trifft für den Kontrast Marken-Tisch nicht zu: Er betrug auf dem weissen Tisch 0.35, auf dem schwarzen 0.61 (Tab.3). Diese Schlussfolgerung stimmt mit der unter II.3.1.2 geäusserten Vermutung überein.

#### II.3.5. Kontrast Marken-Untergrund versus Kontrast Marken-Hintergrund

Um die Rolle des Kontrastes zwischen Marken und Tisch von der Rolle des Kontrastes zwischen Marken und Himmel abzugrenzen, werden im folgenden die Ergebnisse von 3 Versuchen miteinander verglichen, bei denen diese beiden Parameter unabhängig voneinander variiert worden sind. Als Dressurkonstellation  $dr_+$  wurden bei allen 3 Versuchen 4 Türme vom Typ c in der Farbe 161 verwendet, als  $dr_-$  dienten 4 Türme vom Typ b in der gleichen Farbe. Ein solcher Versuch war bereits auf dem weissen Tisch durchgeführt worden (II.3.3). Derselbe Versuch, im folgenden als Versuch A bezeichnet, wurde nun auf schwarzem Tisch (Versuch B) und anschliessend auf schwarzem Tisch mit schwarzem Rand (Versuch C) wiederholt.

Die farbige Dressurkonstellation (161) erlaubte es, im Anschluss an die Dressur sowohl Unterscheidungstests wie auch Transfertests durchzuführen. Somit können mit Hilfe von 2 Test-

arten neben der Rolle des Helligkeits- auch die des Farbkontrasts untersucht werden. Tab.6 zeigt die Werte des Helligkeitskontrasts und der spezifischen Farbkontraste, die die Marken der Farbe 161 gegen Unter- und Hintergrund bieten.

#### II.3.5.1. Lerntests

In Tab.7 sind die bei den Lerntests der 3 Versuche erzielten Wahlhäufigkeiten aufgeführt. Die Ergebnisse der Lerntests bei den Versuchen A (auf weissem Tisch) und B (auf schwarzem Tisch) lassen sich statistisch nicht trennen, obwohl die Unterschiede in den einzelnen Kontrastwerten Marken-Tisch (mit Ausnahme des Kontrasts in Blau) nicht unerheblich waren (Tab.6). Der Kontrast Marken-Tisch scheint demnach weniger wirksam zu sein als der Kontrast Marken-Himmel: Dieser war in beiden Versuchen derselbe (siehe auch II.3.4.3, wo die gleiche Schlussfolgerung gezogen werden konnte).

| Versuch | Kontrastwerte<br>gegen | im UV | im Blau | im Grün | Helligkeits-<br>kontrast |
|---------|------------------------|-------|---------|---------|--------------------------|
| A+B     | Himmel                 | .41   | .66     | .52     | .54                      |
| C       | swrz. Rand             | .21   | .58     | .78     | .67                      |
| B       | swrz. Tisch            | .11   | .49     | .72     | .59                      |
| A       | weiss. Tisch           | .57   | .55     | .42     | .37                      |

Tab.6: Kontrastwerte von dr<sub>+</sub> gegen den Unter- und Hintergrund in den Versuchen A-C. Das Vorzeichen des Kontrasts wurde nicht berücksichtigt.

Im Versuch C (auf dem schwarzen Tisch mit schwarzem Rand) gelang die Dressur signifikant weniger gut als in den Versuchen A und B (ohne Rand), obwohl der Helligkeitskontrast (und auch der Grün-Kontrast) Marken-Rand grösser war als die entsprechen-

den Kontraste Marken-Himmel in den Versuchen A und B (Tab.6). Im Blau war der Kontrast vergleichbar gross, im UV war er kleiner. Der Kontrast Marken-Rand scheint sich demnach im Versuch C nicht ausgewirkt zu haben, was sicher auf die Versuchsbedingungen zurückzuführen ist: Im Gegensatz zu den Versuchen A und B (ohne Rand), bei denen die Bienen bald nach ihrer Ankunft an der Apparatur in Höhe der Tischplatte flogen, mussten sie beim Versuch mit Rand aus einer Höhe von 50 cm (=Höhe des Randes) in die Anordnung herabstechen und sich deshalb schon in dieser Höhe für eine der beiden Markenkonstellationen entscheiden, die von oben nur zweidimensional erschienen. In dieser Entscheidungsphase muss allein der Kontrast Marken-Tisch massgebend gewesen sein. Das Fehlen der dritten Dimension (Höhe der Marken) und somit des Kontrastes Marken-Tischrand wirkt sich im Versuch C drastisch auf die erzielten Wahlhäufigkeiten aus.  $dr_+$  und  $dr_-$ , die beide von gleicher Farbe waren, hätten in dieser Situation allein aufgrund der unterschiedlichen Durchmesser der Türme unterschieden werden können, was wohl einen zu geringen Unterscheidungsparameter darstellte.

| Versuch | Anordnung                                | Anzahl<br>Lerntests | Wahlhäufigkeiten und<br>Standardabweichung | p<br>(t-Test) |
|---------|------------------------------------------|---------------------|--------------------------------------------|---------------|
| A       | weisser Tisch<br>ohne Rand               | 5                   | 87.7± 5.1%                                 | 0.1 < p < 0.2 |
| B       | schwarzer Tisch<br>ohne Rand             | 4                   | 80.6± 9.3%                                 | p < 0.05      |
| C       | schwarzer Tisch<br>mit schwarzem<br>Rand | 10                  | 67.7±10.2%                                 | p < 0.001     |

Tab.7: Die Ergebnisse der Lerntests nach 3 verschiedenen Dressuren A-C auf die Farbe 161 sowie statistische Vergleiche (t-Test).

### 11.3.5.2. Unterscheidungstests

Abb.17 zeigt die in den 3 Versuchen erzielten Ergebnisse der Unterscheidungstests. In den Versuchen A (Abb.17, volle Kreise) und B (Abb.17, Quadrate) war der Kontrast der Marken gegen den Himmel derselbe. Die zwischen den Ergebnissen dieser Versuche gefundenen Unterschiede müssen deshalb an den Kontrastunterschieden liegen, die die Marken gegen den Tisch erzeugten: Die Grau-Stufe G16 bot mehr Kontrast auf dem weissen Tisch als auf dem schwarzen (Tab.3). Alle anderen Grau-Stufen erzeugten mehr Kontrast auf dem schwarzen Tisch als auf dem weissen (Tab.3). Die erzielten Wahlhäufigkeiten entsprechen diesem Umstand annähernd.

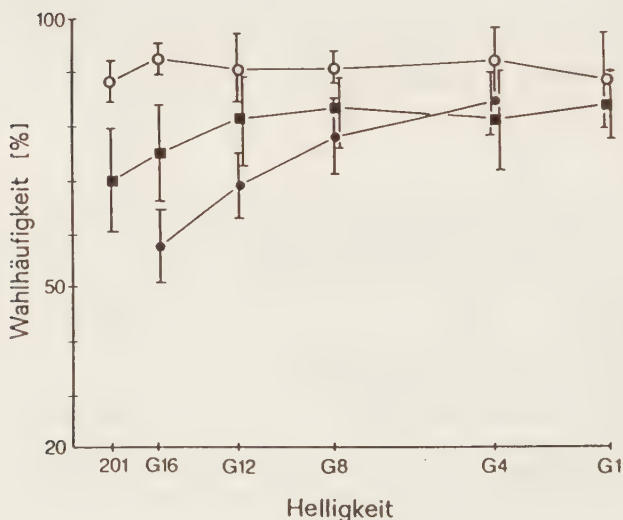


Abb.17: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_c = dr_+$  (Farbe 161) in den Unterscheidungstests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.

volle Kreise: Versuch A, weisser Tisch ohne Rand  
 Quadrate: Versuch B, schwarzer Tisch ohne Rand  
 offene Kreise: Versuch C, schwarzer Tisch mit schwarzem Rand

Im Versuch C liegen die Wahlhäufigkeiten höher als bei den Versuchen A und B. Die farbige Dressurkonstellation wurde allen Grau-Stufen gegenüber gleichermassen stark bevorzugt. In diesem Versuch, in dem die Wirkung des Kontasts Marken-Himmel ausgeschaltet war, kommt die Rolle der Farbtonunterscheidung besonders stark zum Ausdruck.

### II.3.5.3. Transfertests

Abb.18 zeigt die Ergebnisse der bei allen 3 Versuchen durchgeführten Transfertests. In diesen Versuchen wurde die graue Konstellation G12, die gleich hell war wie die zuvor belohnte farbige Konstellation (161), gegen andere Grau-Stufen getestet.

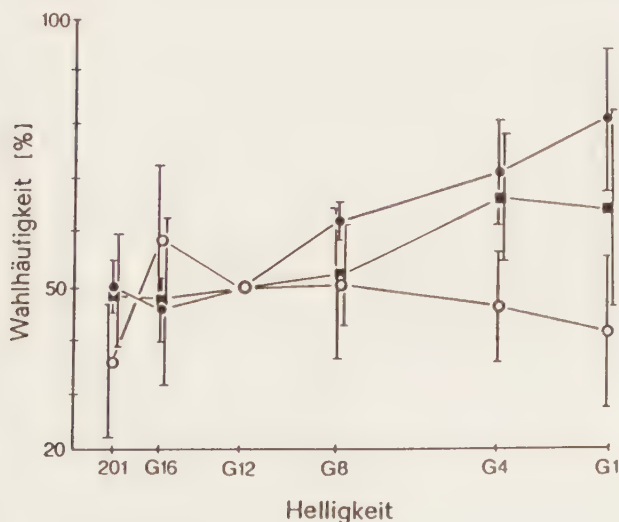


Abb.18: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Testkonstellation  $t_{adr}$  (Farbe 161) in den Transfertests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.  
 volle Kreise: Versuch A, weisser Tisch ohne Rand  
 Quadrate: Versuch B, schwarzer Tisch ohne Rand  
 offene Kreise: Versuch C, schwarzer Tisch mit schwarzem Rand

In den Versuchen A (Abb.18, volle Kreise) und B (Abb.18, Quadrate) wurde die Konstellation G12 allen Markenkonstellationen vorgezogen, die heller waren als sie. Für dieses Ergebnis muss hauptsächlich der in beiden Versuchen gleiche Kontrast Marken-Himmel verantwortlich sein: Die helleren Marken erzeugen weniger Kontrast gegen den Himmel als die dunkleren. Der Kontrast Marken-Tisch ist allerdings auch beteiligt: Im Versuch B (auf dem schwarzen Tisch) wurden die hellen Konstellationen häufiger gewählt als im Versuch A (auf dem weissen Tisch): Sie erzeugten gegen den schwarzen Tisch mehr Kontrast als gegen den weissen. Das zeigen noch deutlicher die Ergebnisse des Versuchs C (Abb.18, offene Kreise), bei dem sich der Kontrast Marken-Rand nicht auswirken konnte (vgl. II.3.5.1): Hier wurde G12 gegenüber den helleren Konstellationen keineswegs bevorzugt gewählt, wohl aber gegenüber der dunkleren Konstellation G16. Der Test gegen 201 bietet eine hier nicht erklärbare Ausnahme.

#### II.3.5.4. Schlussfolgerungen

Die Reizwirksamkeit des Helligkeitskontrastes wirkt sich hauptsächlich im Kontrast Marken-Himmel aus, die Rolle der Farbunterscheidung hingegen hauptsächlich im Kontrast Marken-Tisch. Müssen die Bienen ihre Entscheidung zwischen den beiden gebotenen Markenkonstellationen treffen, noch bevor der Kontrast Marken-Hintergrund sichtbar wird (Versuch C), bevorzugen sie diejenige Konstellation, die im Farbton mit der zuvor belohnten Konstellation übereinstimmt (Abb.17). Die Kontrastwerte Marken-Tisch beeinflussen diese Entscheidung nicht. Wenn aber die Farbtonunterscheidung ausgeschlossen wird (Transfertests), bestimmt allein die Höhe des Kontrasts die Reizwirksamkeit der Konstellation. In dieser Situation erweist sich sowohl der Kontrast zum Himmel wie auch der Kontrast zum Tisch als reizwirksam. Es wird durchwegs diejenige Konstellation bevorzugt gewählt, die mehr Kontrast erzeugt, ganz unabhängig davon, ob dieser Kontrast mit demjenigen übereinstimmt, der während der Dressur geboten worden war.

Wenn die Farbtonunterscheidung am besten unter Ausschluss des Kontrasts Marken-Himmel funktioniert, müsste es möglich sein, mit zweidimensionalen Marken ähnliche Ergebnisse zu erzielen wie mit den dreidimensionalen Marken auf dem Tisch mit Rand (Versuch C). Die Ergebnisse solcher Versuche werden im folgenden Kapitel vorgestellt, das die Rolle des Kontrasts Marken-Hintergrund und des Kontrasts Marken-Untergrund behandelt.

#### II.3.6. Versuche mit zweidimensionalen Marken: Die Rolle des Kontrasts Marken-Tisch

Im folgenden wurde auf zweidimensionale farbige Einzelmarken (nicht Markenkonstellationen) dressiert. Die belohnte Marke ( $dr_+$ ) war jeweils eine kreisrunde Scheibe (Durchmesser 4 cm). Die Belohnung bestand aus einem Tropfen Zuckerwasser in der Mitte der Scheibe. Als  $dr_-$  diente eine Kreuzfigur, deren Balken 4 cm lang und 0.5 cm breit waren. Das Kreuz war jeweils von derselben Farbe wie die belohnte Scheibe  $dr_+$ . Alle Marken lagen jeweils in der Mitte eines Dressurquadranten (Abb. 1).

Es wurden 3 Versuche durchgeführt: a) Scheibe ( $dr_+$ ) und Kreuz ( $dr_-$ ) in der Farbe 161 (grün) auf weissem Tisch, b) Scheibe ( $dr_+$ ) und Kreuz ( $dr_-$ ) in der Farbe 161 (grün) auf schwarzem Tisch und c) Scheibe ( $dr_+$ ) und Kreuz ( $dr_-$ ) in der Farbe 130 (blau) auf weissem Tisch.

##### II.3.6.1. Lerntests

Bei allen 3 Versuchen ergibt sich ein nur mässiger Lernerfolg (Tab.8). Das entspricht der Dressur mit dreidimensionalen Marken auf schwarzem Tisch mit schwarzem Rand (II.3.5.1, Versuch C, Tab.7). Genau wie dort waren auch hier  $dr_+$  und  $dr_-$  von

gleicher Farbe. In beiden Fällen dominiert die Farbe über die Formparameter.

| Dressur-<br>farbe | Tisch-<br>farbe | Wahlhäufigkeit |
|-------------------|-----------------|----------------|
| 161               | weiss           | 63.8%          |
| 161               | schwarz         | 66.9%          |
| 130               | weiss           | 64.5%          |

Tab.8: Ergebnisse der Lerntests bei Versuchen mit zweidimensionalen Marken

#### II.3.6.2. Unterscheidungstests

Die Unterscheidung der farbigen von den grauen Scheiben ist in Abb.19 dargestellt. Zum Vergleich sind die Ergebnisse der Unterscheidungstests nach Dressur auf die Turmkonstellation der Farbe 161 auf dem schwarzen Tisch mit schwarzem Rand angegeben (offene Sterne). Bei allen Tests in allen 3 Versuchen betrug die Wahlhäufigkeit zugunsten der farbigen Scheibe mehr als 80%. Die Versuche mit den zweidimensionalen Marken und der Versuch mit den dreidimensionalen Marken auf dem Tisch mit Rand (Abb.17) zeigen übereinstimmend, dass beim Fehlen des Kontrasts Marken-Himmel allein die Farbtonunterscheidung die Wahlhäufigkeiten bestimmt: Zwischen Kreuz und Scheibe von gleicher Farbe wurde schlecht unterschieden (Tab.8), zwischen der farbigen Scheibe und den grauen Scheiben aber sehr gut. Der Helligkeitskontrast Marken-Tisch, der zwischen den verschiedenen Graustufen beträchtlich variierte (Tab.3), beeinflusst die Wahlhäufigkeiten kaum.

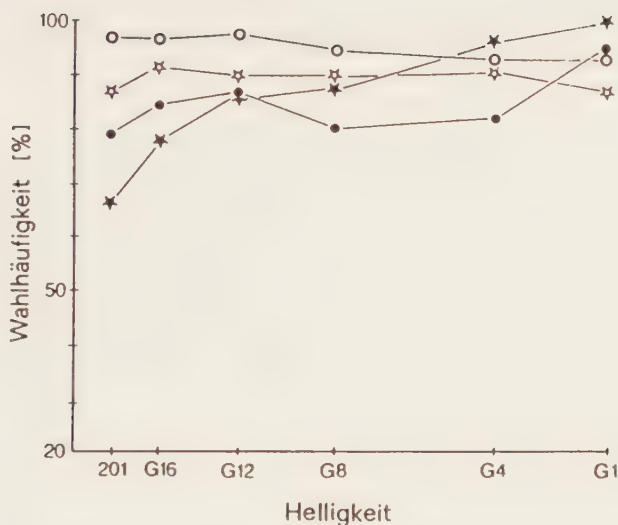


Abb.19: Wahlhäufigkeiten zugunsten der farbigen Scheibe  $t_c=dr_+$  in den Unterscheidungstests gegen Scheiben verschiedener Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6.

volle Sterne:  $dr_+ = 161$ , weisser Tisch

offene Kreise:  $dr_+ = 161$ , schwarzer Tisch

volle Kreise:  $dr_+ = 130$ , weisser Tisch

offene Sterne:  $dr_+ = 161$ , Turmkonstellation auf schwarzem Tisch mit schwarzem Rand (gleiche Kurve wie Abb.17, offene Kreise)

### II.3.6.3. Transfertests

Die Ergebnisse der Transfertests werden in Abb.20 mit denen der Transfertests nach Dressur auf die Turmkonstellation der Farbe 161 auf schwarzem Tisch mit schwarzem Rand verglichen. In beiden Fällen bevorzugen die Bienen diejenige Marke, die den grösseren Kontrast zum Tisch bietet: auf dem weissen Tisch die jeweils dunklere, auf dem schwarzen Tisch die jeweils hellere Marke.

Als Funktion des jeweiligen Kontrasts Testscheibe-Tisch sind die Daten in Abb.21 aufgetragen. Die Korrelationsanalysen zei-

gen, dass die erzielten Wahlhäufigkeiten mit den Helligkeits- und Farbkontrasten der Testscheibe straff korreliert sind.

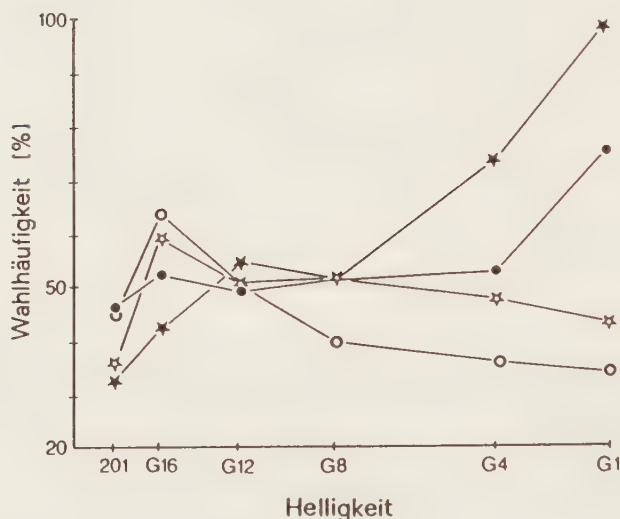


Abb.20: Wahlhäufigkeiten zugunsten der grauen Scheibe (gleich hell wie die belohnte farbige Scheibe)  $t_{c \neq dr}$  in den Transfertests gegen Scheiben verschiedener Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6.  
 volle Sterne: nach Dressur auf 161, weisser Tisch  
 leere Kreise: nach Dressur auf 161, schwarzer Tisch  
 volle Kreise: nach Dressur auf 130, weisser Tisch  
 leere Sterne: nach Dressur auf 161 (Turmkonstellation), schwarzer Tisch mit schwarzem Rand (gleiche Kurve wie Abb. 18, offene Kreise)

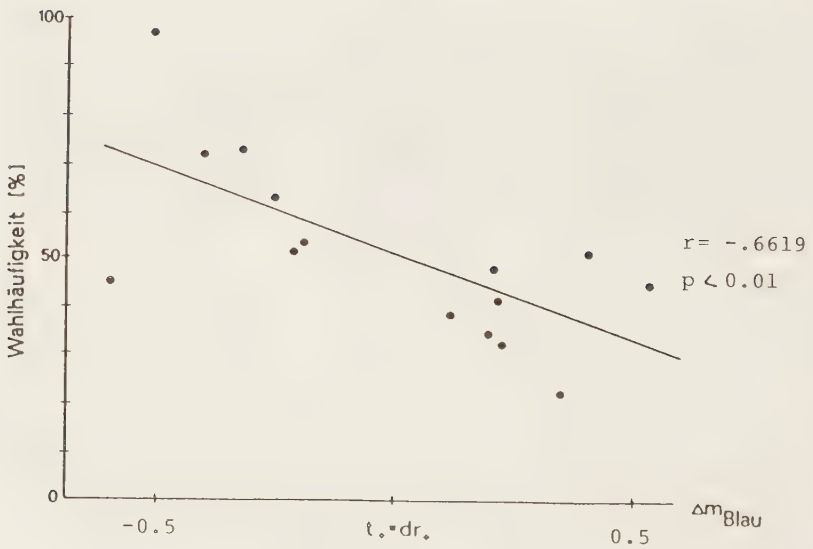
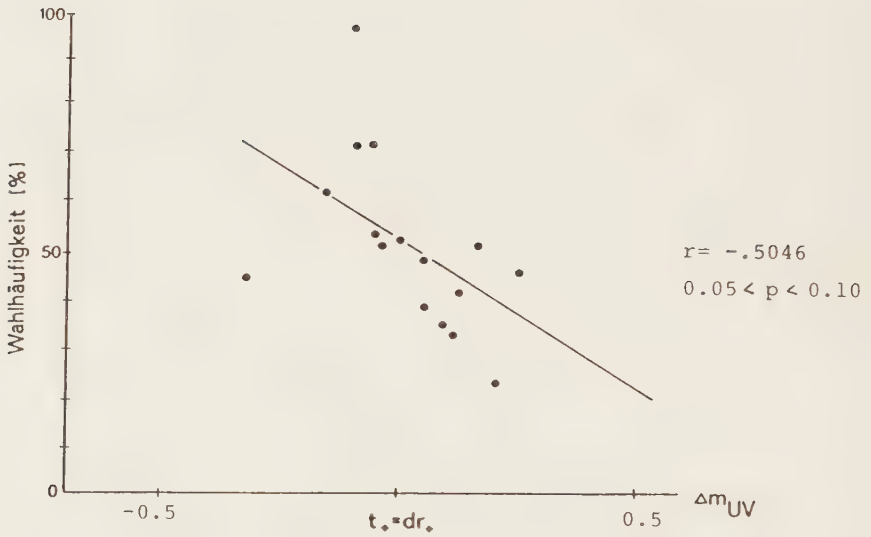
#### II.3.6.4. Schlussfolgerungen

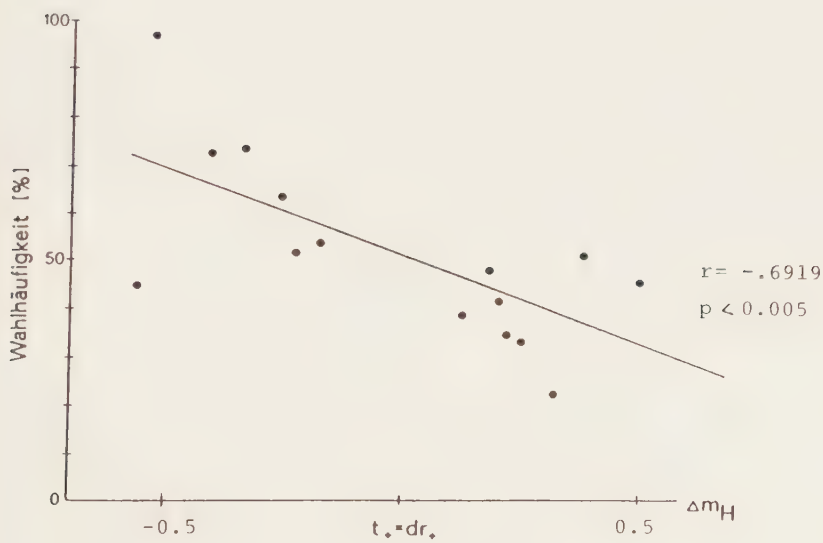
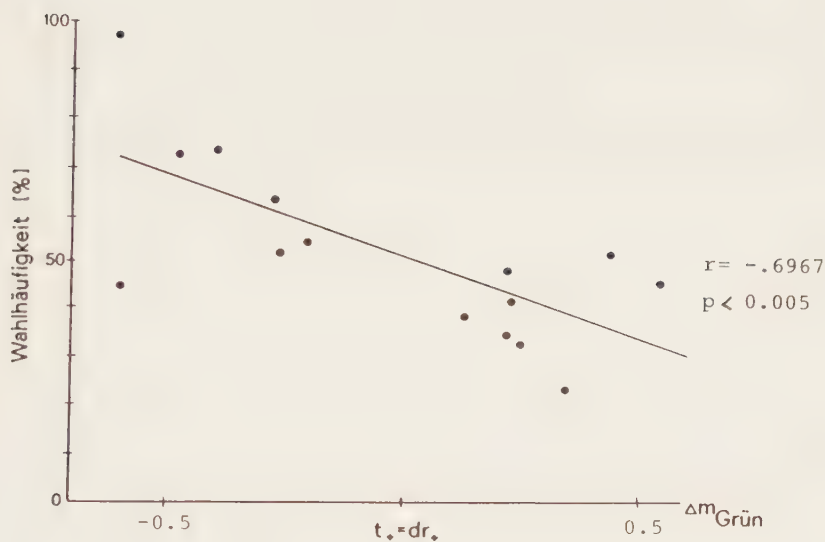
Bei den zweidimensionalen Marken auf dem Tisch ohne Rand und den dreidimensionalen Markenkongstellationen auf dem Tisch mit Rand (II.3.5.2, Versuch C) spielt die Farbtonunterscheidung eine grössere Rolle als bei den Versuchen mit dreidimensionalen Markenkongstellationen (Tisch ohne Rand; II.3.5.2). Wenn kein Kontrast Marken-Himmel vorliegt, und gleichzeitig die Farbtonunterscheidung im Transfertest ausgeschlossen wird, verwenden die Bienen den Kontrast Marken-Tisch.

---

Abb.21: Regressionsanalysen zur Prüfung der Korrelation zwischen den erzielten Wahlhäufigkeiten zugunsten der grauen Scheibe (gleich hell wie die belohnte farbige Scheibe  $t_c/dr_+$ ) und den Kontrastwerten Scheiben-Tisch der alternativen grauen Scheiben. Abszisse: UV-, Blau-, Grün- und Helligkeitskontrastunterschied zum Kontrast von  $t_c=dr_+$ .

Abb. 21





### II.3.7. Die Rolle der Turmgrösse

Bei den in II.3.2-5 beschriebenen Versuchen bestanden sowohl die belohnten Dressurkonstellationen als auch alle Testkonstellationen aus grossen Türmen (Typ c). Der Einfluss der sehfeldmässigen Grösse der Marken auf die Versuchsergebnisse konnte deshalb nicht erfasst werden. Die bisherigen Ergebnisse erlauben die Schlussfolgerung, dass die Marken umso reizwirksamer sind, je auffallender sie sind: Kontrastreiche sind wirksamer als kontrastarme, dreidimensionale wirksamer als zweidimensionale. Es wäre daher zu erwarten, dass grössere Marken reizwirksamer sind als kleinere.

Grössere Türme als die vom Typ c standen nicht zur Verfügung, wohl aber kleinere (Typ b und Typ a, Tab.1). Um die Rolle der Grösse der Türme zu untersuchen, wurde der Versuch, der bereits mit den Türmen vom Typ c in der Farbe 178 (II.3.3) durchgeführt worden war, mit den Türmen vom Typ b wiederholt. Ausserdem wurde ein weiterer Versuch mit Türmen vom Typ c in der Farbe 130 durchgeführt und mit Türmen vom Typ b wiederholt. Als alternative Dressurkonstellation (dr\_) für die Türme vom Typ b dienten bei diesen Versuchen Türme vom Typ a in der gleichen Farbe (Tab.1). Der Abstand der Türme vom Belohnungsort betrug auch bei diesen Versuchen 35.4 cm, so dass die Türme vom Typ b von dort aus sowohl unter kleinerem horizontalen als auch unter kleinerem vertikalen Sehwinkel erschienen als die Türme vom Typ c (vgl. Tab.1). Der Dressurtisch war in allen Fällen mit weissen Plättchen belegt.

#### II.3.7.1. Lerntests

Beiden Dressuren mit den kleineren Türmen (Typ b) gelangen weniger gut als die mit den grösseren Türmen (Typ c). Die gefundenen Unterschiede lassen sich allerdings statistisch nicht sichern (t-Test, Tab.9).

| Farbe | Dressur<br>mit Typ c | Dressur<br>mit Typ b | p (t-Test) |
|-------|----------------------|----------------------|------------|
| 178   | 88.9± 4.4 (3)        | 77.5±10.1 (5)        | 0.3<p<0.4  |
| 130   | 77.8±12.8 (5)        | 69.8±13.7 (4)        | 0.4<p<0.5  |
|       | 0.4<p<0.5            | 0.3<p<0.4            |            |

Tab.9: Vergleich der Ergebnisse der Lerntests nach Dressuren auf grosse Türme (Typ c) und kleine Türme (Typ b)

### II.3.7.2. Unterscheidungstests

Kleinere Türme liefern geringere Unterscheidungshäufigkeit der farbigen von den grauen Marken (Abb.22,23). Bei den grünen Türmen (178) lässt sich dieser Unterschied für alle Grau-Stufen statistisch sichern; bei den blauen Türmen (130) sind die Unterschiede mit Ausnahme der beiden hellsten Grauwerte (G4 und G1) statistisch gesichert.

Abb.22: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_c=dr_+$  (178) in den Unterscheidungstests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.  
volle Kreise: Dressur und Test auf Türme Typ c  
offene Kreise: Dressur und Test auf Türme Typ b

Abb.23: Wie Abb.22, doch für die Farbe ( $t_c=dr_+$ ) 130

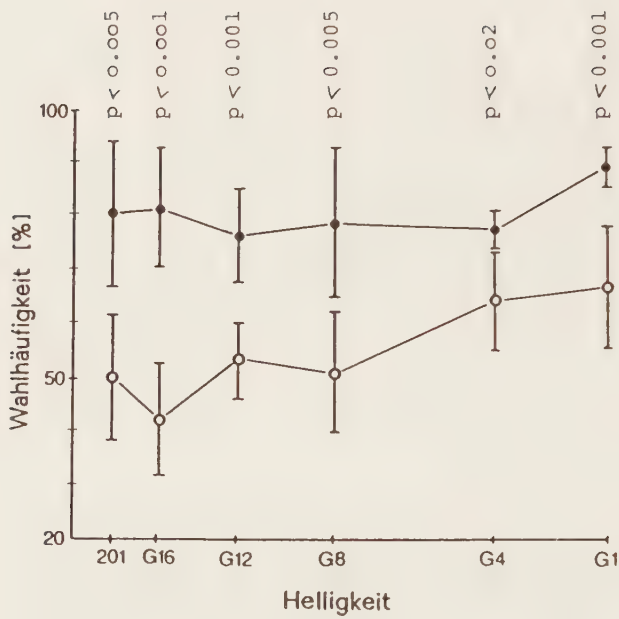


Abb. 22

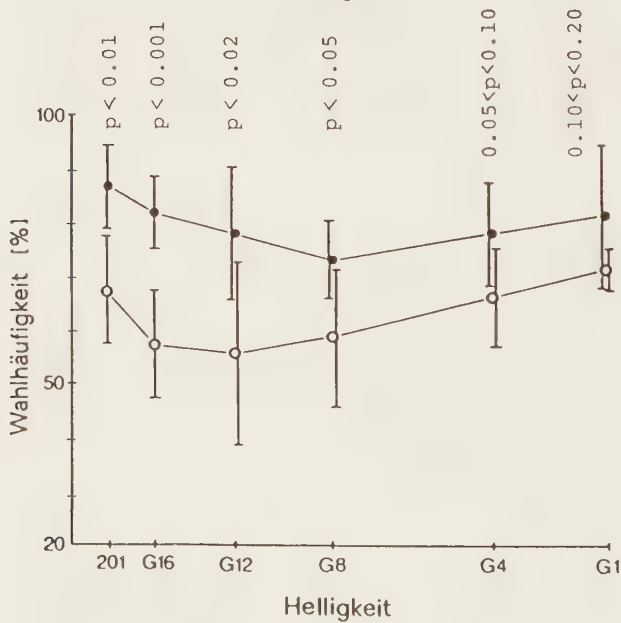


Abb. 23

### II.3.7.3. Transfertests

Im Gegensatz zu den Ergebnissen der Unterscheidungstests (Abb.22 und 23) wirkt sich die Verkleinerung der Türme bei den Transfertests (Abb.24 und 25) keineswegs so drastisch aus: Sowohl die grösseren als auch die kleineren Türme verlieren an Reizwirksamkeit, sobald sie von der zuvor belohnten Marken in der Farbe abweichen.

### II.3.7.4. Schlussfolgerungen

Nach Lern- und Unterscheidungstests sind grosse Türme (Typ c) reizwirksamer als kleinere (Typ b). Das gilt für beide getesteten Farben 178 und 130. Ein Vergleich der Unterscheidungstests (Abb.22 und 23) mit den Transfertests (Abb.24 und 25) zeigt jedoch, dass die erhöhte Reizwirksamkeit der grösseren Türme (Typ c) mit deren Farbe gekoppelt ist: Die Türme vom Typ c sind nur dann reizwirksamer als die Türme vom Typ b, wenn sie in der Testsituation die gleiche Farbe bieten wie in der Dressursituation. Ist das nicht der Fall (Transfertests), vermag die Uebereinstimmung des Helligkeitskontrastes in beiden Fällen das Fehlen der Farb-Uebereinstimmung nicht zu kompensieren, wie das schon aus den Versuchen II.3.5 und II.3.6 geschlossen werden konnte.

Abb.24: Wahlhäufigkeiten zugunsten der grauen Testkonstellation G8 (gleich hell wie 178) in den Transfertests gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.  
volle Kreise: nach Dressur auf Türme Typ c  
offene Kreise: nach Dressur auf Türme Typ b

Abb.25: Wie Abb.24, doch für die Farbe 130 (gleich hell wie G8)

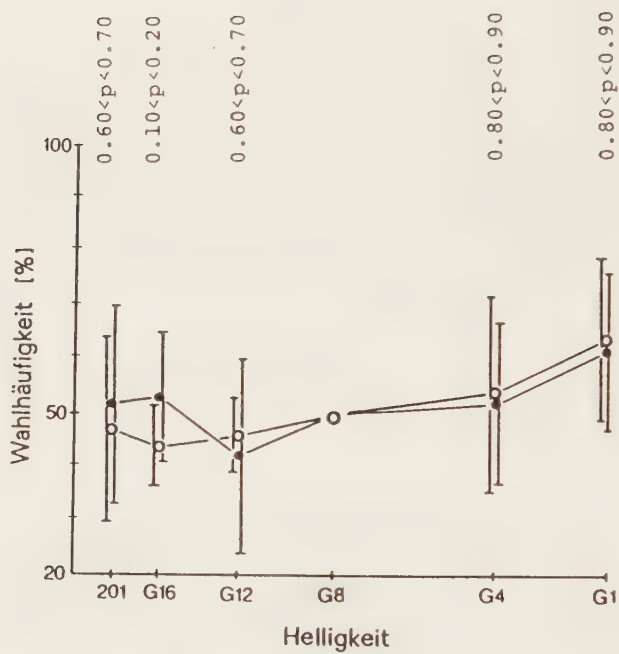


Abb. 24

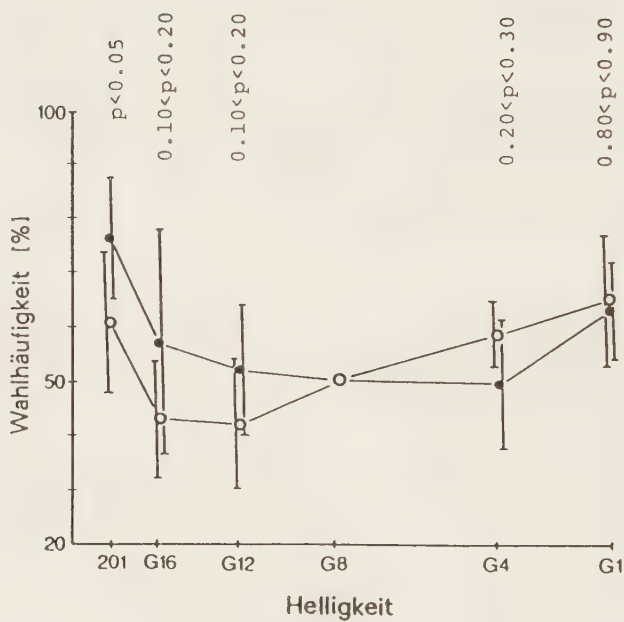


Abb. 25

### II.3.8. Die Rolle von Marken ausserhalb der Apparatur

Die am Versuchstisch sammelnde Biene muss als erste Aufgabe immer wieder den Tisch finden, d.h. sie muss sich zunächst anhand von äusseren Marken orientieren, die eine bestimmte (konstante) räumliche Beziehung zum Tisch aufweisen. Einmal dort angelangt und vor die Aufgabe gestellt, die belohnte Markenkongstellat[i]on zu erkennen, kann die Biene auf solche Marken nicht mehr zurückgreifen, da durch das ständige Drehen des Tisches deren räumliche Beziehung zur betrachteten Kongstellat[i]on nicht konstant bleibt (siehe II.2.2). Der Frage, ob Marken ausserhalb der Apparatur nicht allein beim Auffinden des Tisches, sondern darüber hinaus beim Lokalisieren des Standortes der belohnten Kongstellat[i]on auf dem Tisch wirksam sind, ist der im folgenden beschriebene Versuch gewidmet.

Bei diesem Versuch wurde auf eine Kongstellat[i]on von 4 Türmen in der Farbe 161 (Typ c) dressiert. Als  $dr_{+}$  dienten Türme vom Typ b in der Farbe G12. Ein solcher Versuch wurde bereits unter II.3.2 (Versuch B) beschrieben. Im Gegensatz zu diesem früheren Versuch wurde der Tisch während der Dressur jedoch nie gedreht, so dass  $dr_{+}$  und  $dr_{-}$  nicht nur relativ zueinander, sondern auch relativ zur Umgebung immer am gleichen Ort verblieben.

Bei den Unterscheidungstests wurde den Bienen eine Konkurrenz-Situation geboten:  $t_C$  und  $t_V$  hatten ihre Position im Vergleich zu  $dr_{+}$  und  $dr_{-}$  bei der Dressur vertauscht. Die Bienen hatten demnach die Wahl zwischen der zuvor belohnten Kongstellat[i]on und dem Ort, an dem sie während der Belohnung stand. Wenn die Bienen den Standort von  $dr_{+}$  feststellen können, müssten die Wahlhäufigkeiten zugunsten von  $t_C$  im Vergleich zu den beim Versuch B in II.3.2. erzielten Werten niedriger ausfallen.

#### II.3.8.1. Lerntests

Die Bienen wählten  $t_C = dr_+$  zu  $91.1 \pm 3.0\%$ . Dieses Ergebnis ist besser als das beim Versuch B (II.3.2) erzielte ( $WH = 85.4 \pm 5.9\%$ ). Obwohl der Unterschied statistisch nicht gesichert ist ( $0.05 < p < 0.1$ , t-Test), liefert dieses Ergebnis einen Hinweis darauf, dass sich die Bienen unter Zuhilfenahme der Umgebung besser auf dem Tisch orientieren, als wenn diese Hilfe ausgeschlossen ist.

#### II.3.8.2. Unterscheidungstests

Abb.26 vergleicht die Unterscheidungstests dieser Serie (offene Kreise) mit denen im erwähnten Versuch B (volle Kreise). Die Wahlhäufigkeit zugunsten von  $t_C$ , die im Versuch B stets höher als 80% lag, sinkt jetzt auf 20%. Die Bienen wählen also zu 80% den Ort, an dem sie belohnt wurden, obwohl dort jetzt eine graue Konstellation steht. Sie meiden dagegen die belohnte farbige Konstellation am anderen Ort.

#### II.3.8.3. Schlussfolgerungen

Die räumliche Beziehung zwischen dem Belohnungsort und Marken ausserhalb der Apparatur und der Anflugsrichtung spielt eine wichtige Rolle bei der Lokalisation der Markenkonstellation. Die Farbe der belohnten Konstellation ist erst dann wirksam, wenn die Zuhilfenahme solcher Marken ausgeschlossen ist. Das ständige Drehen des Tisches während der Versuche war demnach eine berechtigte Massnahme, ohne die die Untersuchung der Reizwirksamkeit der Parameter der Markenkonstellationen kaum möglich gewesen wäre.

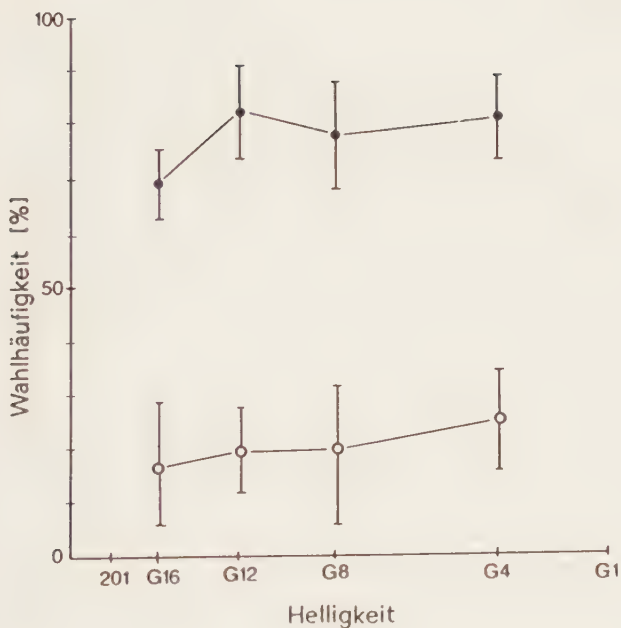


Abb.26: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Dressurkonstellation  $t_C = dr_+$  (Farbe 161) in den Unterscheidungstests gegen verschiedene graue Testkonstellationen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.

volle Kreise: Räumliche Beziehung Tisch-Umgebung variabel (Tisch gedreht)

offene Kreise: Räumliche Beziehung Tisch-Umgebung konstant (Tisch nicht gedreht)

### III. LOKALISATIONSLEISTUNGEN

#### III.1. Fragestellung

Die Wahl einer der beiden simultan gebotenen Markenkonstellationen (Teil II) ist nur der erste Schritt bei der Lokalisation der Futterstelle. Nachdem die Bienen eine der beiden Konstellationen gewählt haben, suchen sie darin nach dem Belohnungsort. Es geht dabei nicht mehr um eine Unterscheidungsaufgabe (alle Marken, die die Konstellation ausmachen, sind untereinander gleich), sondern um die Erkennung der erlernten räumlichen Beziehung zwischen Marken und Belohnungsort.

Weil es sich bei den natürlichen Futterquellen in der Regel nicht um eng gesteckte, sondern um grössere Areale handelt, in denen die gesuchte Blütenart zahlreich vorkommt, ist eine hohe Lokalisationsgenauigkeit normalerweise nicht erforderlich. In der Nähe des Zielortes steht den Bienen ausserdem noch der Duft der gesuchten Blütenart als Anhaltspunkt zur Verfügung. Eine grössere Genauigkeit bei der Lokalisation des Zieles ist jedoch dann erforderlich, wenn sich dieses an einem ganz bestimmten Ort befindet und dort nur einmal vorkommt. Ein solches Ziel stellt der Heimatstock dar - aber auch eine künstlich erstellte Futterstelle.

Das im Rahmen des Teils II der vorliegenden Arbeit gesammelte Datenmaterial lässt sich gut für die Untersuchung der Frage nach der Genauigkeit der Ziellokalisation verwenden: Mit der in II.2. geschilderten Methode lassen sich nicht nur die Entscheidungen zugunsten einer der beiden alternativen Markenkonstellationen, sondern auch die Entscheidungen registrieren, die innerhalb einer jeden Konstellation getroffen werden. Die an den Parametern der gebotenen Marken vorgenommenen Variationen können deshalb auch im Lichte der Frage nach ihrem Beitrag zur

Lokalisationsgenauigkeit beurteilt werden. Verwenden die Bienen bei der Lokalisation der Futterstelle bestimmte visuelle Parameter der Marken erfolgreicher als andere? Mit anderen Worten: Lässt sich bei der Lokalisationsleistung - wie bei der Unterscheidungsaufgabe - eine Hierarchie der Reizwirksamkeiten verschiedener visueller Parameter erkennen? Wie im Teil II wird die Rolle von Farbe, Kontrast und Markengrösse betrachtet, darüber hinaus aber auch die Rolle der Markenzahl.

Als Mass für die Lokalisationsgenauigkeit dient im folgenden neben der Verteilung der von den Bienen getroffenen Entscheidungen (Tipper) innerhalb der Markenkonstellation auch die Verteilung der Aufenthaltswahrscheinlichkeiten, wie sie sich aus Video-Aufnahmen ergibt. In beiden Fällen ist die Lokalisationsgenauigkeit umso höher, je stärker sich diese Ereignisse um den Belohnungsortes konzentrieren.

Die Genauigkeit der Lokalisation manifestiert sich jedoch nicht ausschliesslich in der Wahl eines bestimmten Punktes oder Aufenthaltsortes innerhalb der gewählten Markenkonstellation, der im Idealfall mit dem Belohnungsort identisch ist. Die Aufgabe, die Futterquelle zu lokalisieren, ist vielmehr mit einer Suchphase verbunden, in der die Bienen mit Hilfe der gebotenen visuellen Marken bestimmen müssen, wo sich das Ziel befindet, in welcher Richtung also weitergesucht werden soll. Die folgenden Versuche dienen deshalb nicht nur der Untersuchung der räumlichen Verteilung von Tippern und Aufenthaltswahrscheinlichkeiten, sondern auch dem Studium der Suchstrategie.

### III.2. Methoden

#### III.2.1. Räumliche Verteilung der Wahlen aufgrund der Testprotokolle

Die Methode wurde in II.2.5.1 beschrieben und diente dort der Quantifizierung der Entscheidungen der Bienen zwischen den beiden zur Wahl gebotenen Markenkonstellationen. Im Gegensatz zu dem in II angewandten Verfahren werden in diesem Kapitel nur Tipper innerhalb der betrachteten Konstellation betrachtet. Da jeder Tipper mit der zugehörigen Nummer der angetippten Etikette protokolliert wurde, kann die räumliche Verteilung der Tipper genau rekonstruiert werden.

Zur Auswertung gelangten alle Unterscheidungstests der unter II.2.7 beschriebenen Versuche. Es wurde jeweils sowohl  $t_c$  als auch  $t_v$  betrachtet.

Mit Hilfe eines Computerprogramms wurde für jede der alternativen Markenkonstellationen  $t_c$  und  $t_v$  die totale Anzahl Tipper je Etikette berechnet, auf den höchsten Wert normiert und anschliessend als dreidimensionale graphische Darsstellung geplottet. Um eine Darstellung mit höherer räumlicher Auflösung zu erhalten, wurde in der Mitte von je 4 Rasterpunkten ein weiterer Punkt definiert. Die Anzahl (fiktiver) Tipper, die auf diesen Punkt entfielen, wurde als der Mittelwert der Tipper auf die 4 ihn umgebenden Punkten berechnet (Abb.27).

Als Mass für die Genauigkeit der Lokalisation  $G_L$  diente der prozentuale Anteil der Tipper auf die 5 zentralen Etiketten (bestehend aus dem Belohnungsort und die 4 ihm benachbarten Etiketten) an der Summe aller registrierten Tipper.



Abb.27: Ausschnitt aus dem bei der graphischen Darstellung der Verteilungen der Tipper verwendeten Raster.

● = Etiketten

x = zusätzliche Rasterpunkte (Erklärung im Text)

### III.2.2. Bevorzugte Flugrichtung: Untersuchung anhand der Testprotokolle

Von vornherein lässt sich nicht ausschliessen, dass beim Suchflug der Biene die "Tipper" auf einzelne Etiketten nicht unabhängig sind, da der Abstand zwischen jeweils 2 Etiketten, bezogen auf die Fluggeschwindigkeit der Biene, gering ist. Neben der räumlichen Verteilung der Wahlen (III.2.1) könnte deshalb auch die Reihenfolge, in der die Bienen während des Suchens tippt, Auskunft über die Lokalisationsfähigkeit geben; denn aus ihr könnte die Richtung des Suchflugs und somit die Suchstrategie abgelesen werden.

Auf diese Frage hin wurden zwei im Kapitel II genannte Versuche ausgewertet: Dressur auf die Farbe 178 mit Türmen vom Typ b und c. Die Suchrichtung ergab sich aus der Reihenfolge der Tipper anhand aller bei diesen Versuchen durchgeführten Tests auf folgende Weise: Die Richtung des Fluges von einer beliebigen

angetippten Etikette (Punkt  $(0,0)$  in einem zweidimensionalen Koordinatensystem) zur unmittelbar anschliessend angetippten Etikette im Punkt  $(x,y)$  wurde gemessen und ihre Abweichung von der Sollrichtung (Richtung zur Futterstelle) berechnet. Da im Laufe der Tests nach jedem Tipper auf einen als  $(0,0)$  definierten Punkt mehrere Punkte  $(x,y)_i$  getippt wurden, ergibt dieses Vorgehen an jedem Punkt  $(0,0)_i$  die mittlere Flugrichtung (relativ zur Sollrichtung) und die Standardabweichung (Abb.28). Beide Grössen wurden mit Hilfe eines Computerprogramms berechnet (Kreisstatistik nach Batschelet, 1981, S.41).



Abb.28: Beispiel einer Vektorrose an einen Punkt  $(0,0)$ .  
 B= Belohnungsort  
 dicker Pfeil: mittlerer Vektor

### III.2.3. Räumliche Verteilung der Wahlen: Untersuchungen anhand von Video-Aufnahmen

Die angetippten Etiketten (III.2.1) stellen einen nur kleinen Ausschnitt aus dem Verhalten der Bienen innerhalb der Markenkongstellatation dar: Die Tipper erfassen nicht jene geflogene Strecken, in denen kein Tippen stattfand, und sagen über die räumliche Verteilung solcher Aufenthaltsorte nichts aus. Um eine diesbezüglich genauere Information zu erhalten, wurden Videoaufnahmen von Bienen erstellt, die innerhalb der Markenkongstellatation nach der Futterstelle suchten. Die Einzelbild-Analysen solcher Aufnahmen ergibt eine kontinuierliche Reihe der Aufenthaltsorte. Als Mass für die Lokalisations-Genauigkeit diente die Form der auf den Peak normierten Aufenthaltswahrscheinlichkeitsverteilung: Je näher der Peak beim Belohnungs-ort liegt und je steiler sich die Kurve dem Peak nähert, desto grösser ist die Lokalisationsleistung.

#### III.2.3.1. Apparatur

Für die Videoaufnahmen wurde ein runder Tisch von 120 cm Durchmesser verwendet. Die Tischplatte war mit zwei weissen, matten Plexiglas-Halbscheiben aus dem gleichen Material wie die Tischplättchen unter II.2.2 belegt. Der frei drehbare Tisch stand auf einem 60 cm hohen Untergestell (Abb.29) und war mit einem 50 cm hohen, weiss gespritzten Kupferrand versehen. Der Rand diente der Ausschaltung allfälliger prominenter Fermarken in der Umgebung der Apparatur. Die Videokamera war an einem fahrbaren Gestell in 140 cm Höhe über dem Tisch montiert. Die suchenden Bienen konnten so leicht mit der Kamera verfolgt werden. Auf einem neben dem Tisch stehenden Monitor wurde die Tiefenschärfe laufend kontrolliert. Die Aufnahmegeschwindigkeit betrug 25 Bilder pro Sekunde.

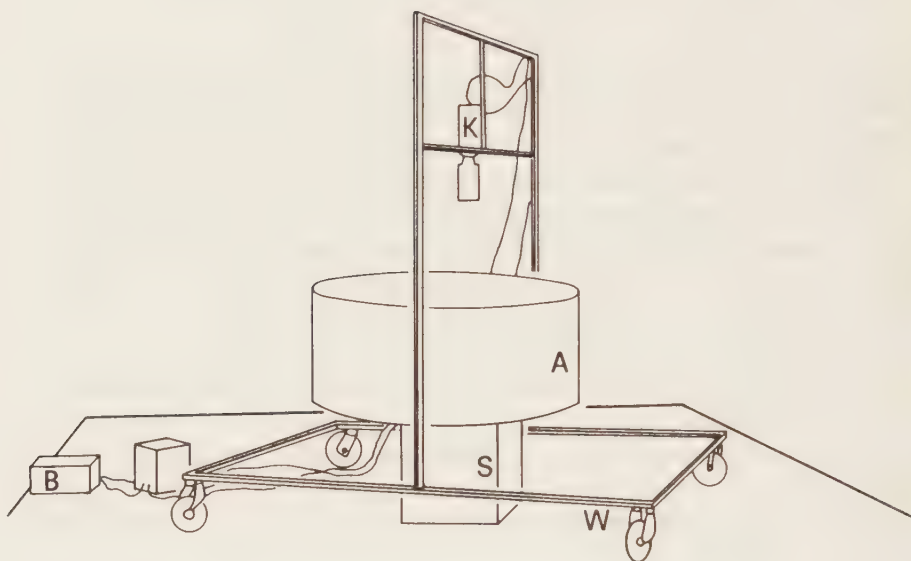


Abb.29: Die für die Videoaufnahmen verwendete Apparatur.  
(A= Versuchstisch mit Rand, B= Bandgerät, K= Kamera, S= Sockel, W= Wagen)

#### III.2.3.2. Dressur

Die Bienen wurden nach der unter II.2.4 beschriebenen Methode auf den Versuchstisch dressiert. Die Saccharoselösung am Belohnungsort wurde diesmal nicht mit einer Injektionsnadel, sondern in Form eines Tropfens auf der Tischoberfläche geboten. Während der Dressur wurde der Tisch nach jedem belohnten Besuch um 90° im Gegenuhrzeigersinn gedreht.

### III.2.3.3. Versuche

Es wurden 3 Dressuren mit anschliessenden Video-gefilmten Tests in der Dressursituation durchgeführt:

#### a) Dressur ohne Marken

Bei diesem Versuch wurden den Bienen keine visuellen Orientierungshilfen geboten. Die Belohnungsstelle befand sich genau in der Mitte des Versuchstisches. Als Orientierungshilfe für das Auffinden der Futterstelle hätte den Bienen entweder die Nahtstelle der beiden Halbscheibenplatten (die Belohnung befand sich in der Mitte dieser Strecke), oder der Umstand dienen können, dass sich die Belohnungsstelle genau im Zentrum des Tisches befand, von dem aus der Tischrand überall gleich hoch erschien.

#### b) Dressur auf zwei Türme

Bei diesem Versuch wurden 2 schwarze Türme (Farbe 201) geboten. Einer von ihnen stand genau in der Mitte des Tisches, der zweite 30 cm von ihm entfernt. Die Belohnung befand sich genau in der Mitte der Verbindungsstrecke der beiden Türme (Abb.30). Somit konnte weder die Tischmitte noch die Verbindungsnaht zwischen den beiden Halbscheiben als Anhaltspunkt für die Lokalisation der Futterstelle verwendet werden. Es wurde keine alternative Marken-Konstellation geboten.

#### c) Dressur auf drei Türme

Bei diesem Versuch wurden den Bienen 3 schwarze Türme vom Typ b als Orientierungshilfe geboten. Sie standen an den 3 Eckpunkten eines gleichseitigen Dreiecks mit Seitenlänge 30 cm. Auch bei dieser Dressur befand sich einer der 3 Türme genau in der Mitte des Dressurtisches (Abb.31). Der Belohnungsort befand sich in der Mitte des Dreiecks. Es wurde keine alternative Marken-Konstellation geboten.

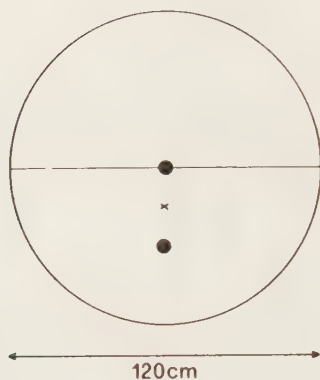


Abb.30: Dressursituation beim Versuch mit 2 Türmen

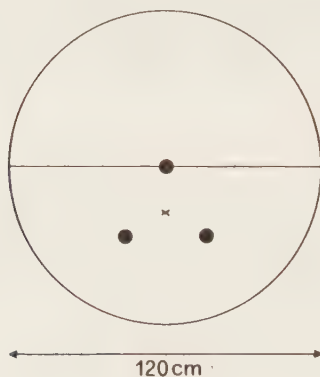


Abb.31: Dressursituation beim Versuch mit 3 Türmen

#### III.2.3.4. Test

Bei allen 3 Versuchen wurde die Saccharoselösung nach 50 Belohnungen entfernt, der Tisch mit sauren Plexiglasplatten belegt und das Suchmuster der Bienen gefilmt. Die Testsituation unterschied sich nicht von der Dressursituation. Die Bienen wurden individuell gefilmt. Vor jedem Test wurden alle dressierten

Bienen bis auf eine in einem Gitterkäfig abgefangen. Während der Aufnahmen wurde der Tisch nicht gedreht, um bei der Auswertung einen konstanten Situationsplan beibehalten zu können.

#### III.2.3.5. Auswertung der Video-Aufnahmen

Die Videoaufnahmen wurden einer Einzelbildanalyse unterzogen. Jeder Flug wurde direkt vom Monitor auf Transparentpapier übertragen. Der reale Zeitabstand zwischen zwei Bildern betrug 40 ms. Die Auswertung diente nicht nur der Untersuchung der räumlichen Verteilung der Aufenthaltswahrscheinlichkeiten, sondern auch der Untersuchung der Suchstrategie. Auf jedem Einzelbild wurde daher die Position des Kopfes, die Körperlängsachse und die Flugbahn - neben Positionen der Türme und der Lage des Belohnungsortes - in einem zweidimensionalen Koordinatensystem eingetragen. Abb. 32 zeigt 2 Beispiele.

Die Flugrichtung wurde als die Richtung der Verbindungsstrecke zwischen je zwei aufeinanderfolgende Positionen des Kopfes der Biene definiert. Als Referenzrichtung ( $0^\circ$ ) diente die Richtung der Strecke vom Belohnungsort zu dem sich genau in der Mitte des Tisches befindenden Turm. Anschliessend wurden einem MOP-AMO-Digitalanalyser die Positionen der Türme, die Position des Belohnungsortes, die Position des Kopfes der Biene, die Lage der Körperlängsachse und ein Längenmassstab eingegeben. Mit Hilfe eines HP-Computers wurden aus diesen Daten folgende Grössen (Abb.33) berechnet:

---

Abb.32: Beispiele von Suchflügen im Test beim Versuch mit zwei (a) und mit drei (b) Türmen



B



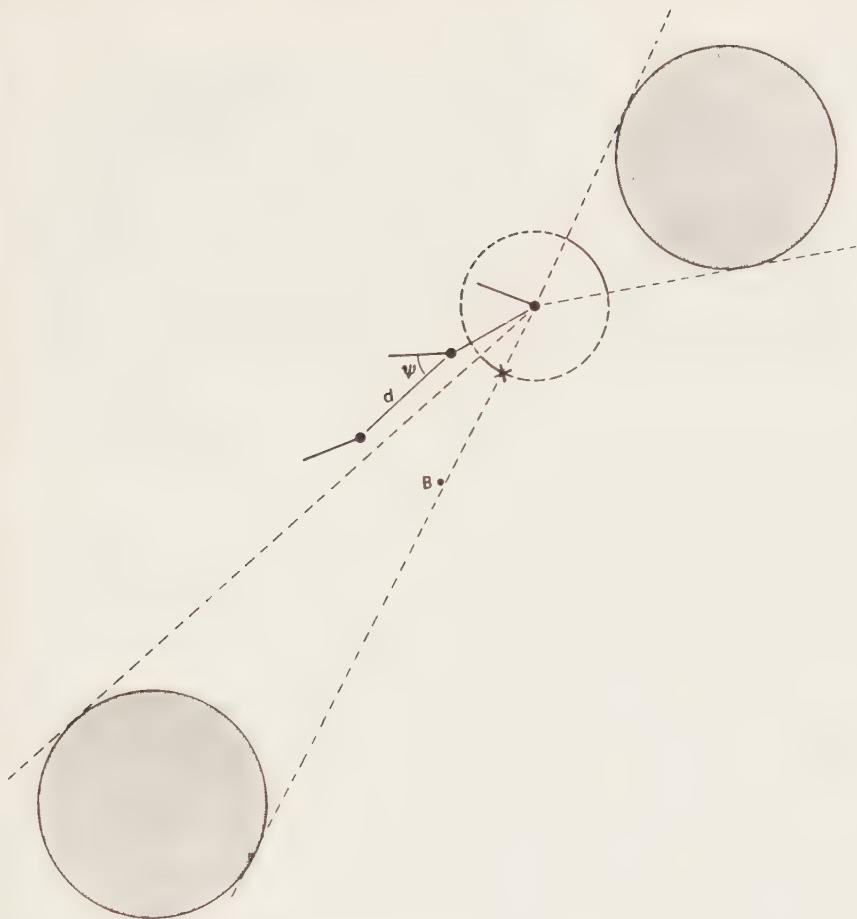


Abb.33: Definitionen der Größen  $d$ ,  $\psi$ ,  $x$  beim Suchflug der Bienen innerhalb einer Markenkonstellation (Erklärung im Text). B= Belohnungsort.

$d$ = geflogene Distanz in 40 ms (Mass der Fluggeschwindigkeit)

$\psi$ = Winkel zwischen Körperlängsachse und Flugrichtung

$x$ = Sehfeldposition des für die Bienen unsichtbaren Belohnungs-  
ortes

$\angle$ = Lage und Ausdehnung (in Graden) jedes der Türme im Seh-  
feld der Biene (vgl. Abb.33)

Mit einem separaten Programm wurden die aufeinanderfolgenden Positionen des Kopfes der Biene aus der oben beschriebenen Prozedur herausgefiltert. Das ganze Testfeld wurde anschliessend über ein Raster von 2cm x 2cm gelegt und die Häufigkeit der Aufenthalte in einem jeden solchen Rasterfeld berechnet. Anschliessend wurden die Aufenthaltshäufigkeiten in jedem Rasterfeld auf die maximale Häufigkeit normiert. Die Ergebnisse der Auswertung wurden schliesslich in dreidimensionalen Graphen dargestellt.

### III.3. Ergebnisse

Entsprechend der im Kapitel III.1 gestellten Fragen werden die Ergebnisse in zwei Gruppen vorgestellt. Die erste (III.3.1) betrifft die Lokalisationsgenauigkeit, die zweite (III.3.2) die Suchstrategie. In beiden Fällen wird nach Testprotokollen und Video-Aufnahmen ausgewertet.

#### III.3.1. Genauigkeit der Lokalisation der Futterstelle

Als Mass für die Genauigkeit der Lokalisation der Futterstelle  $G_L$  dient die Häufigkeit der Tipper bzw. die Aufenthaltswahrscheinlichkeit der Biene in der Mitte der Testkonstellation.

### III.3.1.1. Räumliche Verteilung der Tipper: Auswertung der Testprotokolle

Abb.34 a-l zeigen die bei jedem der durchgeführten Versuchen erzielten  $G_L$ -Werte. Die linke Säule (schraffiert) betrifft jeweils die  $G_L$ -Werte für die belohnte Konstellation  $t_c=dr_+$ , die benachbarte Säule (gerastert) diejenigen der alternativen Konstellation. Die weissen Säulen (in k und l die Striche) zeigen die einzelnen  $G_L$ -Werte der Konstellationen  $t_{v(i)}$  (verschiedenen Grau-Stufen, Abszisse). Abb.35 gibt 4 Beispiele von Tipperverteilungen nach Computerauswertungen.

Die Lokalisationsgenauigkeit ist unabhängig davon, ob die Biene innerhalb der zuvor belohnten oder innerhalb der alternativen Testkonstellation nach dem Belohnungsort sucht.  $G_L$  ist bei  $t_c$  in keinem einzigen Fall höher als bei  $t_v$  (t-Test).

Demnach kann die Farbe der Konstellation für die Genauigkeit der Lokalisation nicht massgebend sein. Die kleinen Standardabweichungen der  $G_L$ -Werte innerhalb der verschiedenen grauen Markenkonstellationen (Abb.34) zeigen ausserdem, dass auch die Helligkeit der Marken bei der Lokalisation der Futterstelle eine untergeordnete Rolle spielt. Die erzielten  $G_L$ -Werte sind mit der Höhe des gebotenen Kontrasts nicht korreliert. Das zeigt noch deutlicher Abb.35, in der die Häufigkeit der Tipper auf das Zentrum der verschiedenen grauen Konstellationen detailliert dargestellt ist. Sie zeigt ausserdem, dass die Grösse der Türme bei der Lokalisation der Futterstelle eine untergeordnete Rolle spielt (vgl. Abb.35 a und b mit Abb.35 c und d), obwohl sich die Grösse der Türme in den Zweiwahl-Versuchen (Abb.22 und 23) als wirksam erwies.

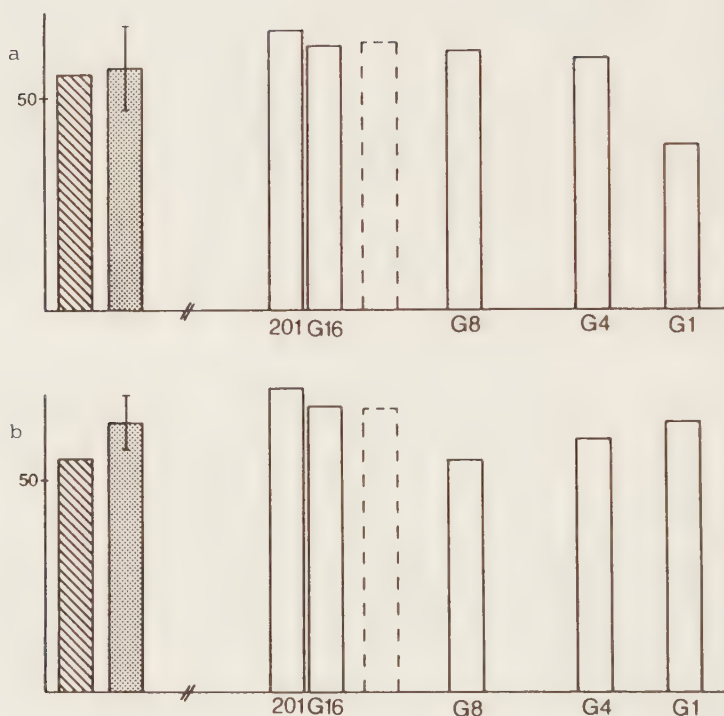
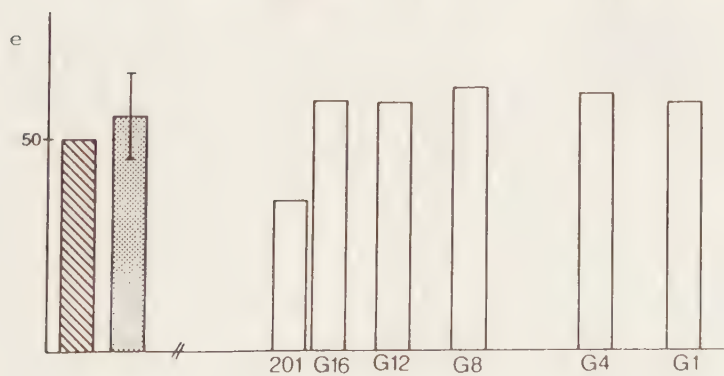
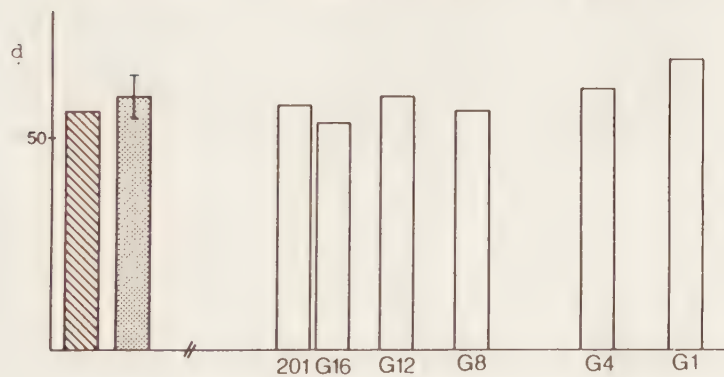
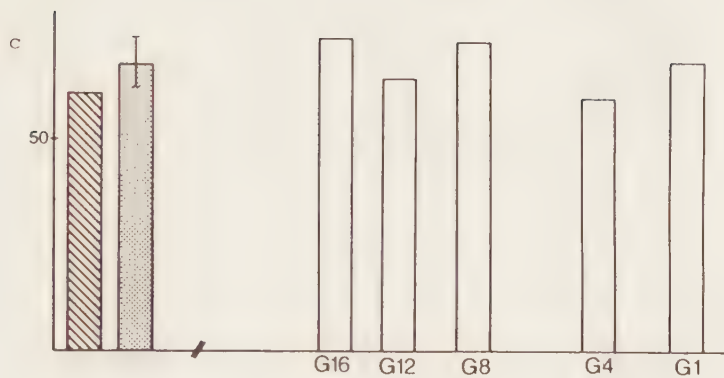
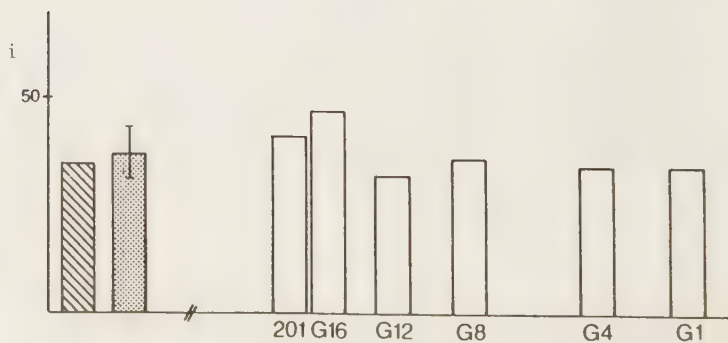
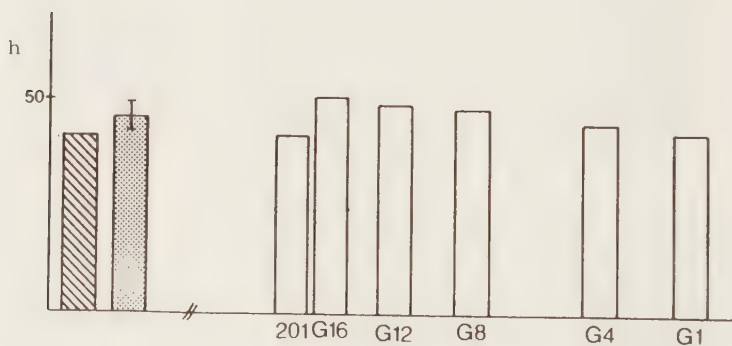
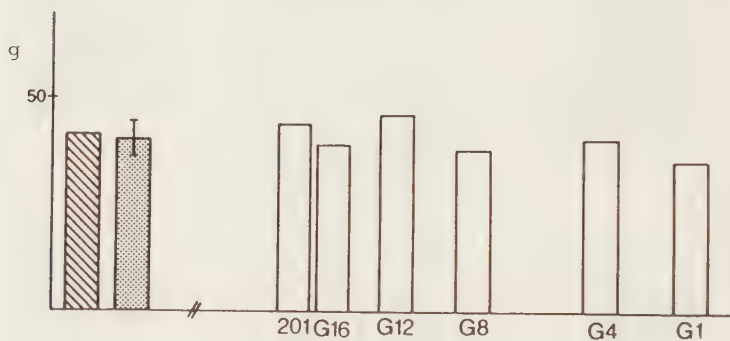
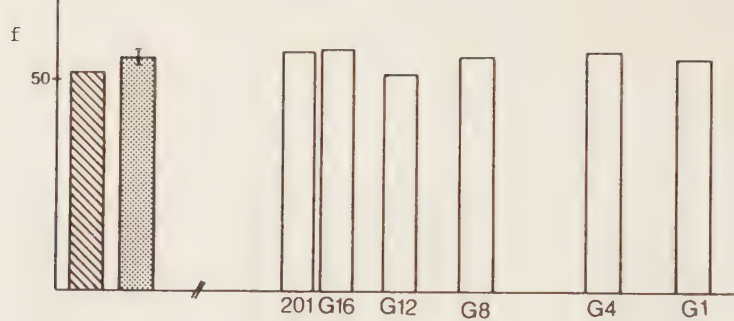


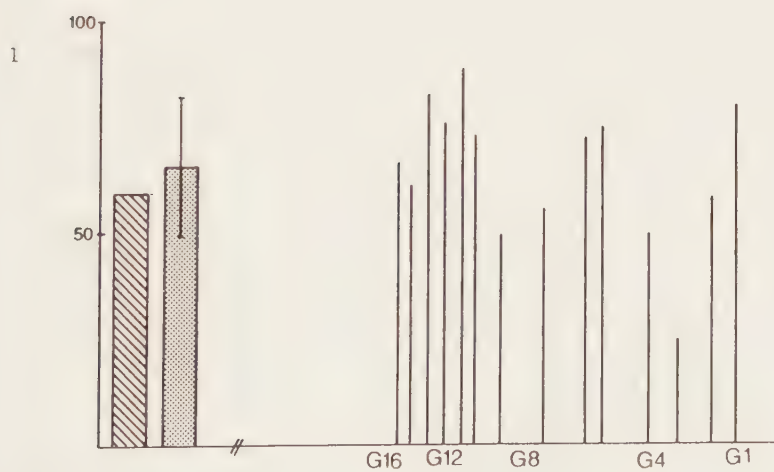
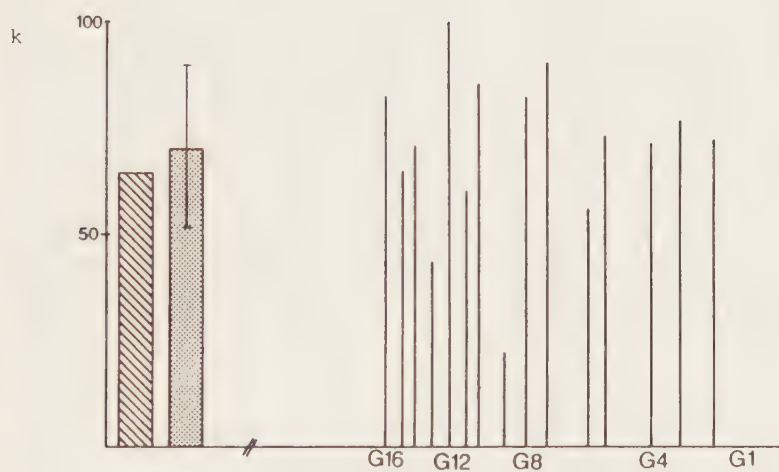
Abb.34:  $G_L$ -Werte für  $t_c$  (schraffiert) und für  $t_v$  (Mittelwerte gerastert, Einzelwerte weiss). Abszisse: Konstellationen  $t_{v(i)}$  verschiedener Graustufen.

- a: nach Dressur auf G12 auf weissem Tisch (Turmtyp c)
- b: nach Dressur auf G12 auf schwarzem Tisch (Turmtyp c)
- c: nach Dressur auf 161 auf weissem Tisch (Turmtyp c)
- d: nach Dressur auf 161 auf schwarzem Tisch (Turmtyp c)
- e: nach Dressur auf 161 auf schwarzem Tisch mit schwarzem Rand (Turmtyp c)
- f: nach Dressur auf 178 auf weissem Tisch (Turmtyp c)
- g: nach Dressur auf 178 auf weissem Tisch (Turmtyp b)
- h: nach Dressur auf 130 auf weissem Tisch (Turmtyp c)
- i: nach Dressur auf 130 auf weissem Tisch (Turmtyp b)
- k: nach Dressur auf G16 auf weissem Tisch (Turmtyp b)
- l: nach Dressur auf G 1 auf weissem Tisch (Turmtyp b)

(In a und b geben die gestrichelten Säulen die  $G_L$ -Werte für die Farbe 161 an.)







Obwohl die Biene bei der Wahl einer der beiden Testkonstellationen sowohl die Farbe als auch den Kontrast der Marken verwendet (Teil II), spielen diese Parameter keine Rolle mehr, sobald die Wahl einmal getroffen ist. Die Erkennung der relevanten Nahmarken und die genaue Lokalisation des Zieles anhand dieser Marken sind demnach nicht nur zeitlich betrachtet, sondern auch qualitativ gesehen, zwei getrennte Leistungen. Der einzige Parameter, der der belohnten (farbigen) und der alternativen (grauen) Testkonstellation in allen Versuchen gemeinsam war, ist die Geometrie der Markenkonstellation (Anzahl, Grösse und gegenseitige räumliche Beziehung der Türme). Sie muss also den massgebenden Parameter bei der Lokalisationsleistung darstellen.

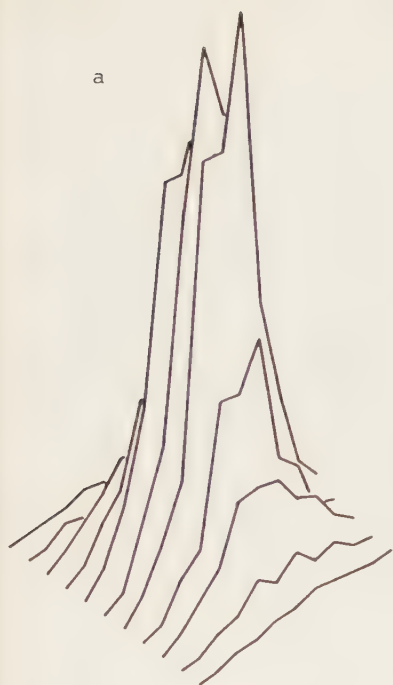
### III.3.1.2. Räumliche Verteilung der Aufenthaltsorte: Auswertung der Video-Aufnahmen

Da nach dem oben Gesagten der Geometrie der Markenkonstellation eine massgebende Rolle bei der Lokalisationsleistung zukommt, schien es sinnvoll, die Lokalisationsgenauigkeit anhand verschiedener Markenkonstellationen zu untersuchen, die sich in diesem Parameter voneinander unterscheiden. Deshalb wurden die Video-Aufnahmen nach 3 verschiedenen Dressuren durchgeführt (siehe III.2.3.3). Zwei davon unterschieden sich in der Anzahl und somit auch in der gegenseitigen räumlichen Beziehung der Türme; die dritte bot den Bienen keinerlei Nahmarken und somit allein die Möglichkeit, sich anhand des Tischrandes zu orientieren: Am Belohnungsort (in der Mitte des Tisches) erscheint der 50 cm hohe Rand in jeder Augenregion unter demselben vertikalen Winkel ( $\beta = 40^\circ$ ).

---

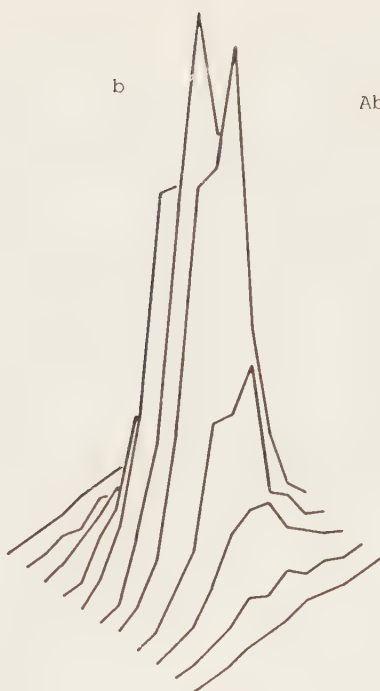
Abb.35: a und b: Dreidimensionale Darstellungen der Verteilung der Tipper nach Dressur auf 4 Türme der Farbe 161 (Typ c). a: Tipper in der Konstellation  $t_c = dr_+$ . b: Tipper in der Konstellation  $t_c = dr_-$ .  
c und d: Wie a,b, doch für Türme der Farbe 178 (Typ b)  
n = Anzahl Tipper

a



n= 13314

b



n= 9846

c



n= 8844

d



n= 12732

Wie Abb.36 A-C zeigt, ist innerhalb der drei Dressuren die Lokalisation der Futterstelle in der Drei-Turm-Konstellation am genauesten. Die Hilfe, die Nahmarken bei der Lokalisation der Futterstelle bieten, ist demnach mit der Markenzahl korreliert. Die besonders schwache Leistung der Bienen beim Versuch ohne Marken mag an der Höhe des Tischrandes liegen. Der Arenarand, der vom Zentrum aus unter einem Sehwinkel von  $40^\circ$  erschien, erlaubte den Bienen offenbar keine exakte Lokalisation des Dressurortes im Zentrum. Mehr über die Rolle des vertikalen Sehwinkels  $\beta$  könnten Versuche liefern, bei denen die Höhe des Tischrandes variiert wird, doch wurden sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt.

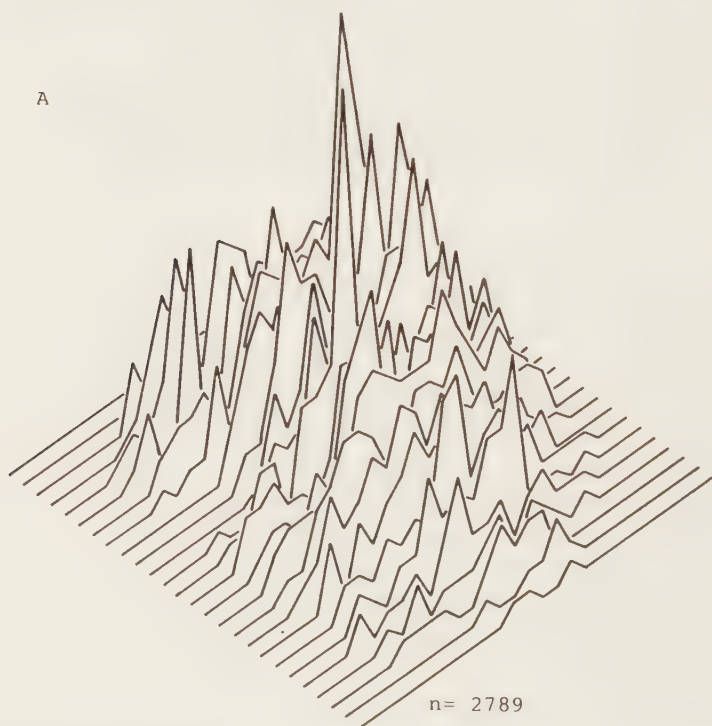
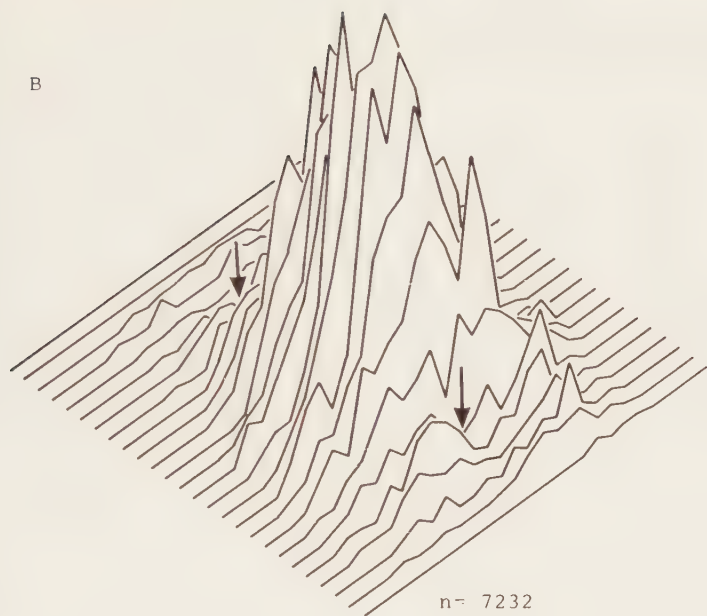


Abb.36: Aufenthaltswahrscheinlichkeiten von Bienen nach Einzelbild-Analysen von Videoaufnahmen.  
A: nach Dressur ohne Marken  
B: nach Dressur auf zwei Türme  
C: nach Dressur auf drei Türme  
n= Anzahl Einzelbilder

B



C



### III.3.2. Suchstrategie

Dass die Biene über kurz oder lang die Futterstelle lokalisiert, könnte das Ergebnis eines zufälligen Suchmusters sein, wenn nicht gezeigt werden kann, dass diese Aufgabe mit einer höherer als "random-walk" Wahrscheinlichkeit erfüllt wird. Da das offensichtlich (III.3.1) der Fall ist, dürften der Biene die räumlichen Beziehungen zwischen Marken und Futterstelle bekannt sein. Um die Richtigkeit dieser Schlussfolgerung genauer zu prüfen, wurden zwei Untersuchungen durchgeführt. Erstens wurden anhand der Testprotokolle die Suchrichtungen ermittelt, um daraus zu erfahren, ob diese zufällig sind oder eine Vorzugsrichtung zur Futterstelle existiert. Zweitens wurde anhand der Video-Aufnahmen untersucht, ob die Biene eine bestimmte Strategie anwendet, um die Türme beim Lösen der gestellten Aufgabe einzusetzen.

#### III.3.2.1. Bevorzugte Suchrichtung: Auswertung der Testprotokolle

Bestimmt man die Flugrichtungen einer Biene anhand der Reihenfolge der protokollierten Tipper, stimmen bei Dressur- (Abb.37 a,b) und Testkonstellation (Abb.37 c,d) die mittleren Suchrichtungen mit der Richtung zum Belohnungsort recht gut überein.

Tab.10 zeigt, dass die Abweichungen von der Sollrichtung in mehr als 50% der Fälle geringer als  $10^\circ$  ist. Bei nur 10% der Fälle ist sie grösser als  $30^\circ$ . Die grossen Abweichungen von der Sollrichtung kommen nur am äusseren Rand der Konstellation vor. Dort stand pro Rasterpunkt nur eine kleine Stichprobenzahl zur Verfügung. Grosse Streuungen um die Sollrichtung ergaben sich vor allem in der Mitte der Konstellation. Hier angelangt, finden die Bienen keine Belohnung, und setzen ihren Suchflug in eine beliebige Richtung fort, um sich dann jedoch möglichst bald wieder in Richtung zur Futterstelle zu begeben.

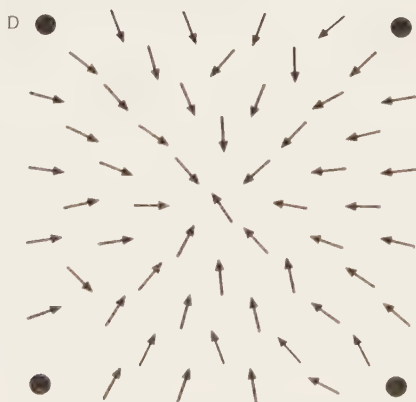
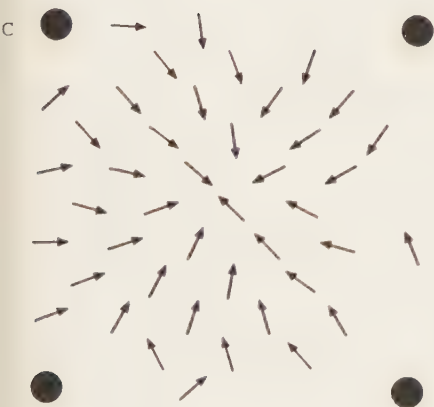
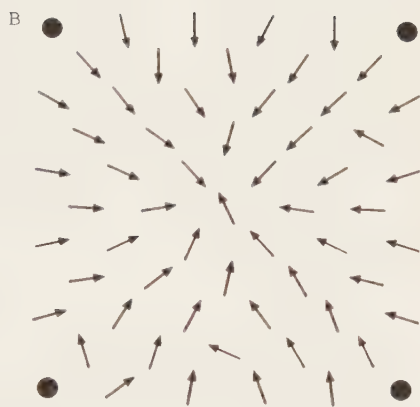
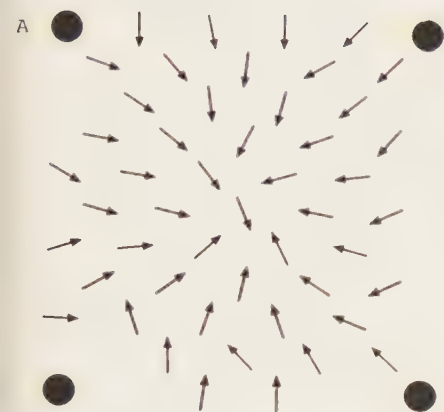


Abb.37: Mittlere Suchrichtung von jedem Punkt  $(x,y)$  innerhalb der Konstellation.

A:  $t_C = dr_+$  (Dressur Farbe 178, Typ c)

B:  $t_C = dr_+$  (Dressur Farbe 178, Typ b)

C:  $t_V = dr_+$  (Dressur Farbe 178, Typ c)

D:  $t_V = dr_+$  (Dressur Farbe 178, Typ b)

| A: Abweichungen von<br>der Sollrichtung<br>in Grad | % - Anteil der Rasterpunkte mit<br>Abweichungen in |    |                 |    |
|----------------------------------------------------|----------------------------------------------------|----|-----------------|----|
|                                                    | $t_c = dr_+$                                       | n  | $t_v \neq dr_+$ | n  |
| 0-10                                               | 52                                                 | 25 | 52.5            | 22 |
| 10-20                                              | 23                                                 | 11 | 31              | 13 |
| 20-30                                              | 14.5                                               | 7  | 7               | 3  |
| 30                                                 | 10.5                                               | 5  | 9.5             | 4  |

| B: Abweichungen von<br>der Sollrichtung<br>in Grad | % - Anteil der Rasterpunkte mit<br>Abweichungen in |    |                 |    |
|----------------------------------------------------|----------------------------------------------------|----|-----------------|----|
|                                                    | $t_c = dr_+$                                       | n  | $t_v \neq dr_+$ | n  |
| 0-10                                               | 52                                                 | 29 | 56.5            | 31 |
| 10-20                                              | 30.5                                               | 17 | 31              | 17 |
| 20-30                                              | 10.5                                               | 6  | 5.5             | 3  |
| 30                                                 | 7                                                  | 4  | 7               | 4  |

Tab.10: Abweichungen von den Suchrichtungen der Bienen von der Sollrichtung (eingeteilt in Klassen)  
A: Dressur: Farbe 178, Turmtyp c  
B: Dressur: Farbe 178, Turmtyp b

### III.3.2.2. Suchstrategie anhand der Video-Aufnahmen

Die gefundenen  $G_L$ -Werte (III.3.1.2), aber auch die bevorzugten Suchrichtungen (III.3.2.1) sagen nichts darüber aus, wie die Biene die ihr gestellte Aufgabe löst, das Zentrum der Konstellation zu finden. Da die Türme untereinander identisch sind und um den Belohnungsort symmetrisch angeordnet sind, wäre die beste Strategie, die einzelnen Türme anzuvisieren und jene Augenregionen zu bestimmen, an denen die anderen Türme erscheinen. Wenn alle Türme nacheinander auf diese Weise anvisiert werden, ist man dann im Zentrum der Konstellation, wenn sich die nacheinander gesehenen Bilder decken. Nach erfolgter Dressur genügt nur ein einziger Bildvergleich.

Einen Hinweis dafür, dass die Bienen diese Strategie verfolgen, lieferten Beobachtungen, die während der im Teil II durchgeführten Versuche gemacht wurden: Die suchende Biene wendet sich

den einzelnen Türmen auf auffallende Weise zu, sie scheint sie mit der frontalen Augenregion zu fixieren. Die Richtung des Fluges während dieser Zuwendung fällt nicht immer mit der Richtung zum anvisierten Turm (d.h. mit der Richtung der Körperlängsachse) zusammen. Deshalb lassen sich die Reihenfolge der Tipper (III.3.1.1) und die bevorzugten Flugrichtungen (III.3.2.1) für die Prüfung der oben formulierten Hypothese nicht verwenden. Die Frage, in welchen Augenregionen die Türme der Biene während des Suchfluges erscheinen, kann aber mit Hilfe der Video-Aufnahmen untersucht werden. Wenn die genannte Hypothese stimmt, können folgende Voraussagen gemacht werden:

(i) Beim Versuch mit 3 Türmen müsste in den 3 Sehfeldpositionen  $0^\circ$  (frontal),  $120^\circ$  und  $-120^\circ$  häufiger ein Turm erscheinen als in den anderen Sehfeldpositionen.

(ii) Beim Versuch mit 2 Türmen müsste die Häufigkeit des Erscheinens eines Turmes in Position  $0^\circ$  am grössten sein. (Der zweite Turm in Position  $180^\circ$  wird von der Biene mit Sicherheit nicht anvisiert.)

(iii) Beim Versuch ohne Türme müsste ein beliebiger Raumpunkt auf einer bestimmten Augenregion zufallsverteilt erscheinen.

#### III.3.2.2.1. Einzelheiten der Auswertung

Die retinale Position der Türme konnte anhand der Video-Aufnahmen aus der Flugrichtung, aus dem Winkel  $\psi$  zwischen Körperlängsachse und Flugrichtung und aus dem Standort der Türme ermittelt werden (Abb.35). Die retinale Ausdehnung der Türme konnte aus der Entfernung der Biene vom betrachteten Turm berechnet werden. Das Sehfeld ( $360^\circ$ ) wurde in 36 Klassen  $\alpha$  je  $10^\circ$  eingeteilt und die Häufigkeiten des Erscheinens eines

Turmes je Klasse berechnet. Pro Versuch wurden 2500 Einzelbilder ausgewertet. Beim Versuch ohne Marken wurde die Häufigkeit je Augenregionklasse des Erscheinens der (leeren) Orte ermittelt, an denen bei den anderen beiden Versuchen die 2 oder 3 Türme (Auswertung a oder b) standen.

#### III.3.2.2.2. Ergebnisse

Abb.38 und 39 zeigen die Ergebnisse der oben beschriebenen Auswertung der drei Versuche. Zwecks Vergleich ist die Auswertung des Versuchs mit den zwei Türmen (Abb.38, ausgezogene Kurve) neben der Auswertung a des Versuchs ohne Marken dargestellt (Abb.38, gepunktete Kurve), und die des Versuchs mit den drei Türmen (Abb.39, ausgezogene Kurve) neben der Auswertung b des Versuchs ohne Marken (Abb.39, gepunktete Kurve). Wie zu erwarten, ergibt sich beim Drei-Turm Versuch eine dreigipflige Verteilung des Erscheinens der Türme auf der Retina mit Maxima bei  $0^{\circ}$ ,  $120^{\circ}$  und  $-120^{\circ}$  (die Gipfelmaxima sind statistisch gegen die dazwischen liegenden Täler gesichert; für die Gipfel bei  $0^{\circ}$  und  $120^{\circ}$ :  $p < 0.02$ , bei  $-60^{\circ}$ :  $p < 0.10$ ,  $\chi^2$ -Test), beim Zwei-Turm Versuch eine eingipflige Verteilung mit Maximum in Position  $0^{\circ}$  (dieser Gipfel ist gegen den Wert bei  $90^{\circ}$  und  $-90^{\circ}$  mit  $p < 0.001$  gesichert,  $\chi^2$ -Test). Beim Versuch ohne Türme ist die Verteilung zufällig, d.h. sowohl die Orte der 2 wie auch der 3 Türme sind unter den verschiedenen Augenregionen uniform verteilt. Die Suchstrategie der Bienen besteht also darin, das retinale Bild sehfeldspezifisch zu memorieren und es während des Suchens mit den gesehenen Bildern zu vergleichen.

Dieser Befund erklärt auch, warum die Zwei-Turm Konstellation eine schlechtere Lokalisation der Futterstelle ermöglicht als die Drei-Turm Konstellation. Die Biene kann zwar leicht feststellen, ob sie sich auf der Verbindungsstrecke zwischen den beiden Türmen befindet; denn beim Anvisieren eines Turmes von einem Ort aus, der sich auf der Verbindungsstrecke befindet, ist nur dieser eine Turm sichtbar. In dieser Situation kann nur

eine genaue Entfernungsmessung (mit Hilfe der retinalen Ausdehnung des Turmes) zur genauen Lokalisation des Belohnungsortes führen. Beim Versuch mit 3 Türmen ist eine genaue Entfernungsmessung natürlich nicht notwendig. Der Bildvergleich liefert eindeutige Information.

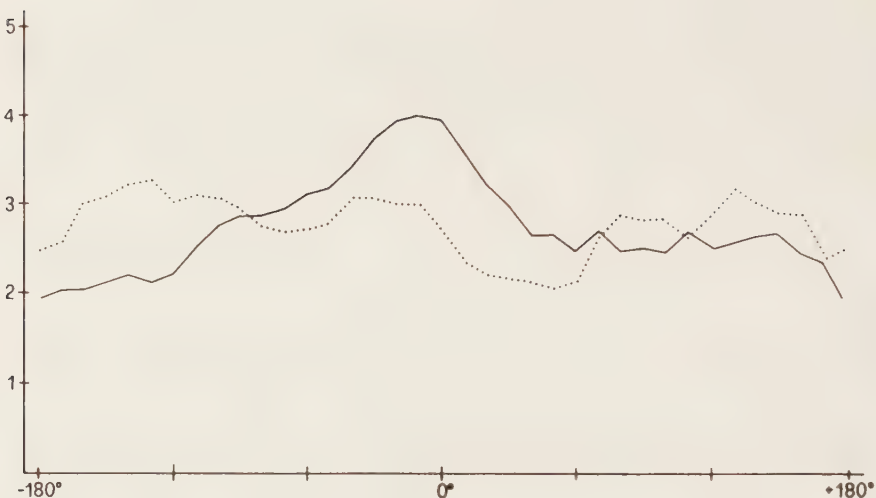


Abb.38: Erscheinungshäufigkeit in einer bestimmten Augenregion (Abszisse) bei den Zwei-Turmversuchen (durchgezogene Linie) im Vergleich zu den Versuchen ohne Marken (gepunktete Linie).

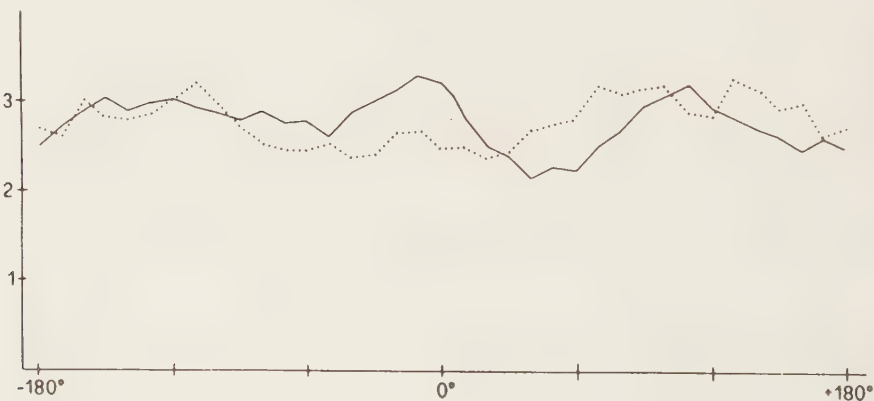


Abb.39: Erscheinungshäufigkeit in einer bestimmten Augenregion (Abszisse) bei den Drei-Turmversuchen (durchgezogene Linie) im Vergleich zu den Versuchen ohne Marken (gepunktete Linie).

#### IV. DISKUSSION

Die Fähigkeit der Bienen, auch über grosse Distanzen eine einmal entdeckte Futterstelle und von dort zurück zum Stock zu finden, ist zweifellos den Leistungen des Sehsystems zuzuschreiben. Dass visuelle Marken auf dem Weg zum Ziel und am Ziel wirksam sind, setzt neben der visuellen Erkennungsfähigkeit auch Lernfähigkeit und visuelles Gedächtnis voraus. Dass Bienen und andere soziale Insekten über ein solches visuelles Raumgedächtnis verfügen, wurde in zahllosen Untersuchungen nachgewiesen (siehe zusammenfassende Darstellungen bei v. Frisch, 1965, und bei Wehner, 1981).

Die vorliegende Arbeit befasst sich nur mit einem begrenzten Bereich aus diesem Verhaltensrepertoire. Wie die Biene zur Versuchsanordnung findet, ist nicht Thema dieser Arbeit. Die Untersuchung beginnt erst bei der Ankunft der Biene an der Apparatur und betrifft deshalb nur solche Parameter, die an der Futterstelle experimentell variiert werden können. Dass es sich dabei allein um visuelle Parameter handelt, wird durch den völligen Ausschluss olfaktorischer Reize garantiert (siehe II.2.4.2). Dass darüber hinaus allein die Marken der Versuchsanordnung und nicht ferne natürliche Marken reizwirksam sind, ergibt sich aus der ständigen Rotation der Anordnung (Kontrollversuch siehe II.3.8).

Die visuellen Parameter, die durch Variationen von Dressur- und Testsituation untersucht werden konnten, sind Farbkontrast, Helligkeitskontrast, Grösse und Anzahl der Marken. Diese Parameter wirken in zwei Orientierungsphasen: erstens bei der Aufgabe, die belohnte Markenkonstellation zu erkennen, und zweitens bei der Aufgabe, innerhalb der einmal erkannten Markenkonstellation die Futterstelle zu lokalisieren. Erkennungs- und Lokalisationsleistungen werden im folgenden daher getrennt diskutiert.

#### IV.1. Erkennungsleistungen

Dass Bienen sehr schnell und sehr gut lernen, eine bestimmte Farbe mit der Futterstelle zu assoziieren, wurde schon früh gezeigt (v.Frisch, 1914, 1915; Daumer, 1956, 1958; Menzel, 1967, 1968, 1969; v.Helversen, 1972). Bei all diesen Versuchen war die "Farbe" mit dem "Ort" der Futterstelle identisch - eine Situation, der sich die an farbigen Blumen Nektar und Pollen sammelnden Bienen ständig ausgesetzt sehen. In der vorliegenden Arbeit war der Belohnungsort so unscheinbar, dass die Marken nur seine ungefähre Lage signalisierten. Die erste Aufgabe der Bienen bestand also darin, zu entscheiden, welche der beiden simultan gebotenen Markenkonstellationen den Belohnungsort birgt.

Bei dieser Aufgabe erwies sich die Farbe der Marken als der reizwirksamste aller Parameter. Solange eine der beiden Konstellationen in der Farbe der Türme mit der zuvor belohnten übereinstimmt, wird sie ausnahmslos gegenüber jeder andersfarbigen Konstellation bevorzugt (siehe Abb.8, 11, 17, 22, 23). Die Zweiwahl-Situation scheint eine einfache Farbunterscheidungsaufgabe wie in all jenen Versuchen zu sein, bei denen der Belohnungsort selbst farbig war (siehe obige Literaturangaben). Erst in den Transfertests, d.h. unter Ausschluss der Farbunterscheidung, zeigte sich die Wirksamkeit auch anderer Parameter.

Die Reizwirksamkeit der Farbe ist allerdings nicht unter allen Bedingungen gleich gross. Die höchsten Wahlhäufigkeiten erzielten die farbigen Marken bei Versuchen mit zweidimensionalen Farbscheiben (Abb.19). Ihnen folgten die Versuche mit dreidimensionalen Marken auf einem Tisch mit Rand, bei denen die Marken in der Entscheidungsphase nahezu zweidimensional erschienen (Abb.17). Am geringsten wird der Farbton bei Versuchen mit dreidimensionalen Marken auf einem Tisch ohne Rand gewichtet (Abb.22, 23). Entscheidend an Bedeutung verliert die Farbe schliesslich, wenn sie mit dem durch die Fernmarken definierten Ort in Konkurrenz gesetzt wird (Abb.26).

Dass die dominante Rolle der Farbe am besten bei den zweidimensionalen Marken zum Ausdruck kommt, mag daran liegen, dass bei diesen Versuchen die Farbe der einzige Unterscheidungsparameter ist. Sobald die Marken dreidimensional sind und somit Helligkeitskontrast gegen den Himmel bilden, tritt dieser mit der Farbe in Konkurrenz. Gegenüber Konstellationen, die grossen Kontrast bieten, wird die zuvor belohnte farbige Konstellation weniger stark bevorzugt als gegen Konstellationen, die weniger Kontrast bieten (Abb.9, 10).

Dass der Kontrast Marken-Himmel reizwirksamer ist als der Kontrast Marken-Tisch (II.3.5) erklärt die Wirkung der dritten Dimension. Prominente Marken, die über der Horizontlinie erscheinen, erwiesen sich auch bei anderen Hymenopteren als besonders reizwirksam, so beim Philanthus (Tinbergen und Kruyt, 1938; van Beusekom, 1948), sowie Amnophila und Bembex (Bouvier, 1900; Baerends, 1941; van Iersel, 1975).

Die Reizwirksamkeit des Kontrasts zeigt sich am deutlichsten in den Transfertesten, in denen die Farbunterscheidung ausgeschlossen ist. Bei diesen Versuchen wird meistens jene Konstellation bevorzugt gewählt, die mehr Kontrast bietet als die zuvor belohnte (farbige) Konstellation (Abb.18, 20). Die absolute Helligkeit der belohnten farbigen Konstellation geht demnach in den Lernprozess nicht mit ein, die Präferenz von kontrastreichen Marken ist also eine Spontanpräferenz. Eine solche wurde auch in Versuchen von Hertz (1929, 1931), Sakagami (1956) und Zerrahn (1933) gefunden. Wahrscheinlich beruht die Präferenz von besonders kontrastreichen (auffallenden) Marken auf der vermehrten Information, die solche Marken über räumliche Parameter zu liefern vermögen. Aus dem gleichen Grund sind (farbige) Konstellationen von grossen Türmen reizwirksamer als solche von kleinen (Abb.22, 23). Ähnliches fanden Tinbergen und Kruyt (1938) bei Versuchen zur Landmarkenorientierung der Grabwespe Philanthus.

Die Spontanpräferenz für kontrastreiche Marken kann allerdings adressiert werden, wie die Ergebnisse vom Kapitel II.3.4 zei-

gen: Wenn die Bienen auf einer grauen Konstellation belohnt werden, bevorzugen sie diese gegenüber allen anderen grauen Konstellationen (Abb.16). In diesem Falle wird der Helligkeitskontrast der belohnten Konstellation absolut erlernt, womit die Präferenz für kontrastreiche Marken geschwächt wird. Die Fähigkeit der Bienen, die absolute Helligkeit verschiedener Graustufen zu erlernen, konnte auch Hörmann (1934) zeigen: Wenn man Bienen auf eine graue Scheibe dressiert, die von einem kontrastierenden Grau umgeben ist (z.B. innen dunkleres, aussen helleres Grau), wählen sie im Test gegen eine Scheibe, die umgekehrt angeordnet ist (in diesem Fall innen hell, aussen dunkel) auch dann bevorzugt jene, die innen dunkel und aussen hell ist, wenn andere Graustufen verwendet werden als während der Dressur. Die Bienen lernten in diesem Fall also die relative Helligkeit der Scheibe. Wenn man aber eine graue Scheibe vor einem in seiner Helligkeit ständig variierendem Hintergrund bietet, unterscheiden die Bienen diese Scheibe sowohl von helleren als auch von dunkleren Graustufen, d.h. in diesem Fall lernten sie den absoluten Helligkeitswert der belohnten Scheibe. In der vorliegenden Arbeit blieb zwar der Hintergrund während der Dressur konstant. Einer Relativ-Dressur wirkte dennoch der Umstand entgegen, dass die unbelohnte Konstellation die gleiche Helligkeit bot wie die belohnte.

Um die Rolle des Parameters Markenzahl zu untersuchen, müsste ein Teil der im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Versuche mit Konstellationen wiederholt werden, bei denen die Anzahl der Türme variiert. Das wurde nicht getan. Dass dieser Parameter jedoch sicher in den Lernprozess eingeht, zeigen die Ergebnisse folgender Versuche: Nach Dressur auf eine Konstellation von 4 Türmen (Typ c) in der Farbe 161 wurde den Bienen in einer Reihe von Tests eine Situation geboten, bei der 4 Türme (Typ c) von 4 verschiedenen Grau-Stufen jeweils gegen 3 Türme (Typ c) in der Dressurfarbe (161) geboten wurden. In diesen Tests wurde also die erlernte Farbe in Konkurrenz zur erlernten Anzahl der Türme gesetzt. In Abb.40 werden die Ergebnisse dieser Versuche (volle Kreise) mit jenen verglichen, bei denen die zuvor belohnte Konstellation (4 Türme, Farbe 161) gegen

dieselben 4 Grau-Stufen getestet wurde (offene Kreise): Die farbige Konstellation verliert dramatisch an Reizwirksamkeit, wenn die Anzahl Türme reduziert wird. Eine zweite Versuchsserie zeigt dasselbe mit einer anderen Turmanordnung (Abb.40, offene Dreiecke): Hier wurde die belohnte Dressurkonstellation (4 Türme, Farbe 161) gegen verschiedene graue Konstellationen getestet, die nur aus 3 Türmen bestanden, d.h. die grauen Konstellationen unterschieden sich von  $t_c$  nicht nur in der Farbe, sondern auch in der Anzahl der Türme. Die hier erzielten Wahlhäufigkeiten sind von allen 3 Kurven (Abb.40) am höchsten.

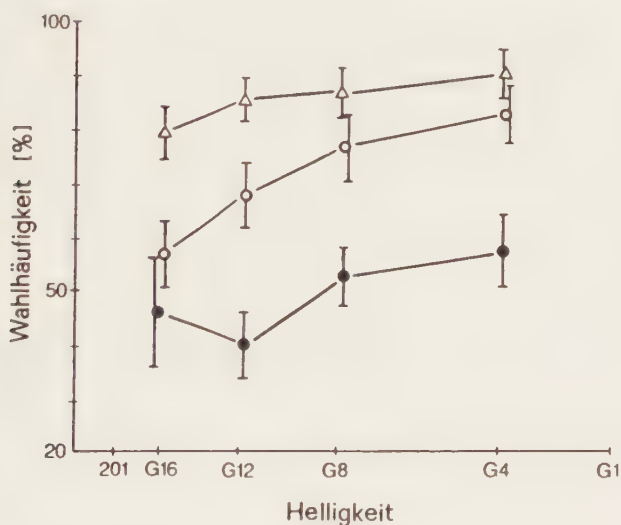


Abb.40: Wahlhäufigkeiten zugunsten der Konstellationsfarbe 161 gegen verschiedene Graustufen (Abszisse). Zur Kalibrierung der Abszisse siehe Abb.6. Dort auch weitere Erklärungen.

volle Kreise:  $t_c = 3$  Türme,  $t_v = 4$  Türme

offene Kreise:  $t_c = 4$  Türme,  $t_v = 4$  Türme  
(identisch mit Abb.8A)

offene Dreiecke:  $t_c = 4$  Türme,  $t_v = 3$  Türme

Ob allein die Reduktion der Anzahl der Türme zu diesem Ergebnis führt, bleibt dahingestellt; denn mit dieser Massnahme wurde

ein weiterer räumlicher Parameter verändert: der gegenseitige Abstand der Türme. Um auf eine Korrelation zwischen der Güte der Unterscheidung und der Anzahl der Marken schliessen zu können, müsste gezeigt werden, dass sich die Wahlhäufigkeiten zugunsten der belohnten Konstellation mit der Erhöhung der Anzahl der Türme erhöht.

Einen interessanten Hinweis dafür, dass die Anzahl der Marken ein wichtiger Parameter ist, liefert van Iersels (1975) Untersuchung zur Nestorientierung der Grabwespe (Bembix rostrata). Diese Wespe kann leicht dressiert werden, ihr Nesteingang anhand von verschiedenen künstlichen Nahmarken zu finden. Wenn man diese Marken versetzt und den Nesteingang verschliesst, landet die Wespe zunächst bei den Marken und sucht an deren neuen Standort nach dem Nest. Bald darauf kehrt sie aber zum verschlossenen Nest zurück - ein Verhalten, das sich bei den nächsten Nestflügen wiederholt. Sicher steht ihr dort eine grössere Anzahl bekannter (naher und ferner) Marken zur Verfügung als am neuen Standort der künstlichen Marken.

In der Hierarchie der Reizwirksamkeiten der 4 untersuchten Parameter bei der Erkennung der belohnten Marken-Konstellation kann der Rang des Parameters Markenzahl nicht bestimmt werden, wohl aber derjenige der anderen 3 Parameter. Er lautet: Farbe, Kontrast, Markengrösse.

#### IV.2. Lokalisationsleistungen

Während sich bei der Aufgabe, in einer der beiden Markenkongstellationen die zuvor belohnte zu erkennen, die Farbe der Konstellation als reizwirksamster Parameter erweist, wird dieser Parameter völlig bedeutungslos, sobald die Biene vor der Aufgabe steht, innerhalb der gewählten Konstellation den Belohnungsort zu lokalisieren: Die Lokalisationsgenauigkeit ist gleich gut innerhalb der falschen wie innerhalb der zuvor

belohnten Konstellation (Abb.34, 35). Die Farbe von künstlichen Marken erweist sich auch bei der ihr Nest suchenden Grabwespe als nicht relevant (van Iersel, 1975). Darüber hinaus zeigt sich, dass auch der Kontrast der Marken keine Rolle spielt: Die  $G_L$ -Werte, die in den verschiedenen hellen grauen Konstellationen erzielt wurden, sind mit der Helligkeit der Konstellationen nicht korreliert. Auch die Grösse der Türme erweist sich bei der Lokalisationsaufgabe als ein Parameter von geringfügiger Bedeutung (Abb.35). Die relativ grosse Toleranz, die die Bienen gegenüber Veränderungen der Grösse der Marken zeigen, wurde auch von Maurer (1980) gefunden.

Unter den vier im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Parametern, ist allein die Anzahl der Marken mit der Güte der Lokalisation korreliert: Die Lokalisationsgenauigkeit erhöht sich mit steigender Anzahl der in der Konstellation enthaltenen Türme. Das zeigen nicht nur die Ergebnisse der Video-Aufnahmen (Abb.36), sondern auch die Ergebnisse der Berechnung der  $G_L$ -Werte, die in den in Kapitel IV.1 gerade beschriebenen Versuchen erzielt wurden (Tab.11): Sowohl in der farbigen Konstellation (Farbe 161) als auch in den grauen Konstellationen sind mit 4 Türmen höhere  $G_L$ -Werte als mit 3 Türmen erzielt worden.

Zu einem ähnlichen Resultat kam Maurer (1980), die die Verteilung der Wahlen der Bienen in 3-, 4- und 8-Turm-Konstellationen bestimmte. Van Iersel (1975) stellte bei Versuchen mit Grabwespen fest, dass das Verdecken eines Teils des natürlichen Panoramas zu einer Desorientierung führt, wenn es sich dabei um ein markenreiches Panorama handelt. Das Verdecken eines markenarmen Panoramas hingegen stört die Tiere nicht.

Die Abhängigkeit der Lokalisationsgenauigkeit von der Anzahl der Marken wäre schon deshalb zu erwarten, weil mehr Marken mehr Information bieten.

|                | Farbe 161           |         | G4,G8,G12,G16 |         |
|----------------|---------------------|---------|---------------|---------|
|                | 3 Türme             | 4 Türme | 3 Türme       | 4 Türme |
| G <sub>L</sub> | 33.6                | 60.9    | 40.9          | 67.2    |
|                | p=10 <sup>-10</sup> |         | p < 0.01      |         |

Tab.11: Die Lokalisationsgenauigkeit (G<sub>L</sub>-Werte, in %) innerhalb von Konstellationen mit 3 und 4 Türmen (Typ c) in der Farbe 161 und in grauen Konstellationen. Statistische Prüfungen mit  $\chi^2$ -Test.  
Es wurde jeweils auf 4 Türmen belohnt; folglich können Dressureffekt und Spontaneffekt auf höhere Markenzahl nicht getrennt werden.

In der Literatur werden heute zwei Vorstellungen diskutiert, wie visuelle Marken die Lokalisation eines Raumpunktes ermöglichen. Bei der ersten handelt es sich um das von Collett und Land (1975) für Schwebefliegen und von Cartwright und Collett (1983) für Bienen vorgeschlagene Retina-Modell, nach dem das Tier sein Ziel daran erkennt, dass dort das gesehene Markenpanorama bezüglich der retinalen Positionen und der sehfeldmässigen Grösse aller einzelnen Marken mit dem memorierten Bild des Panoramas am Ziel übereinstimmt. Dieses Modell wird stark unterstützt - und wurde vielleicht sogar inspiriert - von früheren Befunden von Wehner (1972) und Wehner und Flatt (1975), nach denen Bienen räumliche Parameter von Mustern, die auf das frontale Sehfeld projiziert werden, sehfeldspezifisch erlernen, und dass bei der Wiedererkennung des Musters keine Augenregion für eine andere einspringen kann. In einer späteren Arbeit konnte Lehrer-Rosenbaum (1980) zeigen, dass das auch für das nicht-frontale Sehfeld zutrifft.

Bei Anwendung des Retina-Modells auf die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit kann die Wirkung der Erhöhung der Markenzahl damit erklärt werden, dass sich die Wahrscheinlichkeit, eine Übereinstimmung zwischen gesehenem und erlernten Bild zu er-

zielen, mit zunehmender Anzahl der Marken erhöht; denn die Türme waren alle identisch und um den Belohnungsort symmetrisch angeordnet. Die innerhalb der Markenkonstellation suchende Biene muss sich bei 2 Türmen um  $180^{\circ}$  drehen, bis die nächste Übereinstimmung eintritt; bei 3 Türmen aber nur um  $120^{\circ}$ , bei 4 nur um  $90^{\circ}$ . Die Biene wird also bei 4 Türmen pro Umdrehung 4 mal richtig tippen, bei 3 Türmen dreimal und bei 2 nur zweimal.

Auch das zweite Modell (Anderson, 1977) hat eine Vorgeschichte: Ergebnisse von Versuchen, die Tinbergen (1932) und van Beusekom (1948) an Wespen durchführten, liessen sich im Sinne der Gestalttheorie interpretieren, wonach eine Markenkonstellation als Ganzes, d.h. unabhängig von der genauen Position der einzelnen Marken, erkannt wird. Anhand seiner Ergebnisse bei Versuchen mit Bienen entwickelte Anderson (1977) das Verteilungsmodell, das keine sehfeldspezifische Erkennung der Marken verlangt, sondern nur eine Bewertung deren räumlicher Verteilung. Mit Hilfe dieses Modells kann Anderson über die Reaktion der Bienen auf Verminderung der Anzahl der Marken sehr präzise Voraussagen machen. Allerdings besteht die Ausgangssituation bei der Dressur aus einer grossen Anzahl von (mindestens 8) Marken. Wenn 2, 3 oder 4 Marken für die Definition einer "Verteilung" genügen, dürften die in der vorliegenden Arbeit gefundenen Unterschiede in der Lokalisationsgenauigkeit zwischen den 3 Konstellationen der Abb.36 nicht vorkommen. Möglicherweise kann das Verteilungsmodell erst bei markenreichen Panoramas verwendet werden. Vielleicht kann es in solchen Fällen das Retina-Modell nur deshalb ersetzen, weil das Gedächtnis für Sehfeldpositionen eine beschränkte Kapazität hat.

#### IV.3. Suchstrategie

Sowohl nach dem Retina-Modell als auch nach dem Verteilungsmodell ist die Biene bestrebt, an einen Ort zu gelangen, von dem aus ihr das Markenpanorama so wie während der Dressur erscheint. Nach beiden Modellen kann die Biene diese Aufgabe

auf zwei verschiedene Arten lösen: Sie kann erstens - nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum - so lange innerhalb der Konstellation fliegen, bis sich zufällig die angestrebte Uebereinstimmung ergibt. Die Wahrscheinlichkeit, mit der sie sich ergibt, ist bei einer grossen Anzahl von Marken gross. Sie kann aber zweitens an jedem Aufenthaltsort den Grad der Uebereinstimmung bestimmen und daraus Schlüsse bezüglich der Richtung ziehen, in der sie weitersuchen soll. Bei einer kleinen Anzahl von Marken würde diese Strategie schneller zum Ziel führen. Bei der Verwendung einer solchen Strategie müsste die Biene zum Beispiel von einem Ort aus, an dem ein Turm links von der memorierten Position erscheint, nach links drehen; oder von einem Ort aus, an dem ein Turm kleiner erscheint, sich diesem nähern; oder von einem Ort, an dem zwei Türme zwei retinale Positionen besetzen, die näher beieinander liegen als im memorierten Bild, eine Richtung wählen, die von beiden Türmen wegführt. Ein Computer-simulierter Versuch (Cartwright und Collett, 1983) zeigt, dass eine solche Strategie die Bienen von jedem Aufenthaltsort aus zum Ziel bringen würde. Nach der Analyse der Suchrichtungen (III.3.2.1 und III.3.2.2) zu schliessen, verwendet die Biene tatsächlich diese Strategie. Die Suchflug-Richtungen sind keineswegs zufällig verteilt, sondern werden so gewählt, dass der Flug von jedem Aufenthaltsort aus zum Ziel führt (Abb.36). Das bedeutet sicher, dass ein Vergleich zwischen dem erlernten Bild und den aktuellen Bildern dauernd angestellt wird und dass dieser Vergleich nicht nur das Erkennen des Zielortes, sondern auch das Bestimmen des Weges dorthin ermöglicht.

Der Vergleich von Einzelbildern verlangt allerdings, dass das jeweils gesehene Bild zumindest für eine bestimmte Zeitdauer stationär auf der Retina ruht. Das fordert vor allem das Retina-Modell, nach dem die genauen Sehfeldpositionen bestimmt werden müssen. Der Suchflug muss deshalb von Fixationsphasen begleitet sein. Vielleicht stellen die kurzen Landungen (Tipper) solche Fixationsphasen dar. Es ist aber durchaus möglich, dass Fixation auch während des eigentlichen Suchflugs stattfindet. Das wäre sogar zu erwarten, da Bienen vom Stock zur Fut-

terstelle und wieder zurück finden, ohne unterwegs zu landen. Dass Fixierreaktionen während des Suchflugs stattfinden, zeigt die Auswertung der Video-Aufnahmen. Bienen fixieren die einzelnen Türme nicht nur immer wieder mit derselben (frontalen) Augenregion (Abb.38, 39), sie stimmen Flugrichtung und Körperlängsachse zudem so aufeinander ab, dass auch während des Flugs ein Turm während einer gewissen Zeit in derselben Sehfeldposition verbleibt. Das ist zum Beispiel dann der Fall, wenn der Turm frontal fixiert wird und sich die Körperlängsachse der Biene gleichzeitig gegenüber der Flugrichtung um  $90^\circ$  dreht ("Schiebeflug"). Eine detaillierte Analyse der Video-Aufnahmen beim Zwei-Turm-Versuch (Abb.41) zeigt, dass immer dann, wenn der Winkel  $\psi$  zwischen Flugrichtung und Körperlängsachse  $90^\circ$  beträgt, einer der beiden Türme im frontalen Sehbereich erscheint. Ausserdem wird dann die Fluggeschwindigkeit herabgesetzt: Sie beträgt während des Schiebefluges  $25\text{cm/sec}$ , bei  $45^\circ$  dagegen das doppelte ( $50\text{cm/sec}$ ).

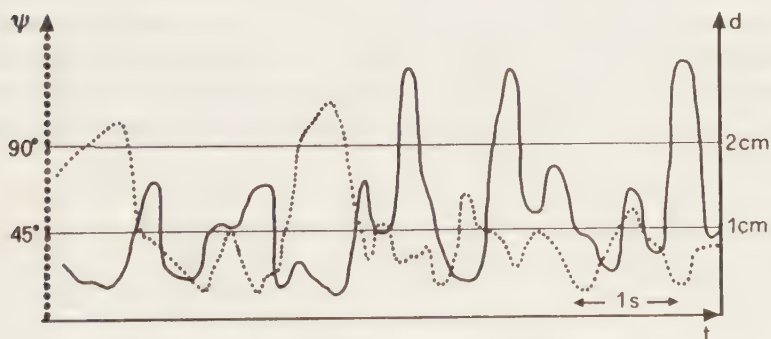


Abb.41: Abhängigkeit des Winkels  $\psi$  (Winkel zwischen Körperlängsachse und Flugrichtung, linke Ordinate) von der geflogenen Distanz  $d$  (rechte Ordinate).  $d = 1\text{cm} \rightarrow v = 25\text{cm/sec}$ .

Eine Fixationsphase beim Bildvergleich fanden Wehner (1972) und Wehner und Flatt (1975) auch bei Versuchen zur Formunterscheidung. Dass die Fixation bei diesen Versuchen im frontalen Augenbereich stattfindet, ist freilich eine Konsequenz der Versuchsanordnung: Die Muster wurden den Bienen in der vertikalen Ebene geboten. In der vorliegenden Arbeit können sich theoretisch alle Augenregionen an der Aufgabe beteiligen. Dass die Fixierreaktion trotzdem frontal zu erfolgen scheint, könnte einfach daran liegen, dass diese Augenregion während des Fluges normalerweise den Bewegungspol sieht (Collett, 1980). Auf langen, geraden Flugstrecken erscheinen dort nur stationäre Bilder. Aus diesem Grund ist die frontale Augenregion geradezu prädestiniert, für den Vergleich stationärer Bilder zuständig zu sein. Foveale Spezialisierungen sind bei der Biene dort allerdings nicht ausgebildet. Bei der Grabwespe findet man eine solche augenregionale Spezialisierung, die sich aus dem natürlichen Verhalten des Tieres entwickelt haben muss: Bembix kehrt zu seinem Nest immer aus der gleichen Richtung zurück. Zur Orientierung dienen ihm hauptsächlich solche Marken, die im frontalen Augenbereich erscheinen (van Iersel, 1975). Im Gegensatz zu lateralen Marken, die sich rasch über der Retina bewegen, sind frontalen Marken visuell relativ stabilisiert. Interessanterweise kann sich die Wespe unter geeigneten Versuchsbedingungen auch nach Marken orientieren, die sich kaudal befinden. Auch hier liegt ein Pol, in dem während des Fluges keine Bildverschiebung stattfindet.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Futtersuchende Bienen müssen Belohnungsorte, die sie wiederholt besuchen, sowohl erkennen als auch an ihnen die Lage der Futterquelle genau lokalisieren. Die Arbeit untersucht, welche visuellen Parameter (Helligkeits- und Farbkontrast, Markengrösse, Markenzahl) an der Erkennungs- und Lokalisationsleistung beteiligt sind.
2. Methodisch wurden auf einer Testfläche simultan zwei Markenkongstellationen geboten. Unterscheidungs- und Transfertests ermöglichten Aussagen über die Erkennungsleistungen, Analysen der Flugbahn der Bienen innerhalb der Markenkongstellationen Aussagen über die Lokalisationsgüte.
3. Bei Fehlen experimentell gebotener Marken konnten die Bienen den Belohnungsort nicht anhand der natürlichen Umgebungsmarken lokalisieren (Kontrolle der Versuchsanordnung, Abb.36).
4. Beide Aufgaben, die erlernte Kongstellationsform zu erkennen und den Belohnungsort zu lokalisieren, sind nicht nur in ihrer zeitlichen Abfolge, sondern auch in der Hierarchie der Reizparameter unterschiedliche Aufgaben.
5. Bei der Erkennung der Markenkongstellationsform erweist sich die Farbe als reizwirksamster Parameter (Abb.8, 11, 17, 19, 22, 23). Bei der Lokalisationsaufgabe ist sie dagegen bedeutungslos (Abb.34, 35).
6. Wenn nach Dressur auf farbige Markenkongstellationsformen in Transfertests die Farbunterscheidung ausgeschlossen wird, bevorzugen die Bienen die kontrastreichere Kongstellationsform (Abb.12, 18, 20). Die absolute Helligkeit der farbigen Kongstellationsform wird nicht erlernt.

7. Wenn Farbunterscheidung aufgrund der Dressur ausgeschlossen wird, kann der Kontrast der Marken gegen Tisch und Himmel als Unterscheidungsparameter verwendet werden. Bei Dressur auf farblose Marken erlernen die Bienen also die absolute Helligkeit der belohnten Konstellation (Abb.16). Kontrastarme Marken können dabei allerdings nicht erlernt werden (Abb.7).
8. Der Kontrast Marken-Hintergrund ist bei der Markenerkennung reizwirksamer als der Kontrast Marken-Untergrund (Abb.18). Die Lokalisationsgenauigkeit ist dagegen mit der Helligkeit der Marken nicht korreliert (Abb.34).
9. Die Grösse der Marken ist bei der Erkennungsleistung mit der Farbe gekoppelt (Abb.22, 23). Bei der Lokalisationsgenauigkeit kommt diesem Parameter eine geringfügige Rolle zu (Abb.35).
10. Die Markenzahl ist bei der Lokalisationsleistung der entscheidende Parameter: Mit Erhöhung der Anzahl der Marken verbessert sich die Lokalisationsgenauigkeit (Abb.36A und Abb.36B).
11. Mit Hilfe von Einzelbildanalysen von Videoaufnahmen wurde die Orientierung der Bienen innerhalb der gewählten Konstellation sowie die bevorzugte Suchrichtung der Bienen geprüft. Die suchende Biene orientiert sich von jedem Punkt aus in Richtung des Belohnungsortes (Abb.37). Die bevorzugte Suchrichtung weist in Richtung zum Belohnungsort (Tab.10). Beide Orientierungsparameter sind unabhängig davon, ob sich die Biene innerhalb der "richtigen" (zuvor belohnten) oder "falschen" Konstellation befindet.
12. Aus den Flugbahn-Analysen und Literaturbefunden kann man schliessen, dass an den zur Erkennung und Lokalisation der Futterquelle führenden Orientierungsleistungen visuelle Fixationsphasen beteiligt sind, während derer das aktuelle Markenpanorama mit dem memorierten verglichen wird.

## LITERATURVERZEICHNIS

- ANDERSON, A.M. (1977): A model for landmark learning in the honey bee. *J.comp.Physiol.* 114: 335-355.
- BAERENDS, G.P. (1941): Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris*. *Tijdschr.Entomol.* 84: 68-275.
- BATSCHULET, E. (1981): Circular statistics in biology. Acad. Press: London, New York.
- BERNARD, G.D., WEHNER, R. (1980): Intracellular optical physiology of the bee's eye. I. Spectral sensitivity. *J.comp. Physiol.* 137: 193-203.
- BETHE, A. (1902): Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen zum Teil nach neuen Versuchen. Eine Erwiderung auf die Angriffe von v. Buttel-Reepen und Forel. *Biol.Cbl.* 22: 193-215, 234-238.
- BEUSEKOM, G.van (1948): Some experiments on the orientation in *Philanthus triangulum*. *Behaviour* 1: 195-225.
- BOUVIER, M.E.L. (1900): Le retour au nid chez les Hymenopteres predateurs du genre *Bembex*. *Compt.Rend.Mem.Soc.Biol. Paris* 52: 874-876.
- CARTWRIGHT, B.A., COLLETT, T.S. (1983): Landmark learning in bees. *J.comp.Physiol.* 151: 521-543.
- CHMURZYNSKI, J.A. (1957): Preliminary notes on the colour preferences of female *Bembex rostrata* (Hymenoptera, Sphegidae). *Ekologia Polska, Ser.A* 5: 7-13.
- CIBA-GEIGY (1971): Wissenschaftliche Tabellen. 7.Auflage. Ciba-Geigy AG Basel.
- COLLETT, T.S., LAND, M.F. (1975): Visual spatial memory in a hoverfly. *J.comp.Physiol.* 100: 59-84.
- COLLETT, T.S. (1980): Some operating rules for the optomotor system of a hoverfly during voluntary flight. *J.comp. Physiol.* 138: 271-282.
- DAUMER, K. (1956): Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. *Z.vergl.Physiol.* 38: 413-478.
- DAUMER, K. (1958): Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. *Z.vergl.Physiol.* 41: 49-110.
- FABRE, J.H. (1879): Souvenirs Entomologiques. 1.Serie. C.Delagrave: Paris.

- FRISCH, K. von (1914): Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensehens bei angeblich total farbenblinden Tieren. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.Freiburg* 1-188.
- FRISCH, K. von (1915): Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. *Zool.Jb.Zool.Physiol.* 35: 1-182.
- FRISCH, K. von (1965): *Tanzsprache und Orientierung der Bienen.* Springer: Berlin, Heidelberg.
- HELVERSEN, O. von (1972): Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. *J.comp.Physiol.* 80: 439-472.
- HERTZ, M. (1929): Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. *I.Z.vergl.Physiol.* 8: 693-748.
- HERTZ, M. (1931): Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. *III.Z.vergl.Physiol.* 14: 629-674.
- HOEFER, I., LINDAUER, M. (1976): Der Schatten als Hilfsmarke bei der Orientierung der Honigbiene. *J.comp.Physiol.* 112: 5-18.
- HOERMANN, M. (1934): Ueber den Helligkeitssinn der Bienen. *Z.vergl.Physiol.* 21: 188-219.
- IERSEL, J.J.A.van (1975): The extension of the orientation system of *Bombus rostratus* as used in the vicinity of its nest. In: *Function and Evolution in Behaviour*, eds. G. BAERENDS, C. BEER, A. MANNING; pp.142-168. Clarendon: Oxford.
- LAUER, J., LINDAUER, M. (1971): Genetisch fixierte Lerndispositionen bei der Honigbiene. *Akad.Wiss.Lit.Mainz, Inf.Org.* 1: 1-87.
- LEHRER-ROSENBAUM, M. (1980): Die Lokalisation eines Raumpunktes bei der optischen Nahorientierung der Honigbiene (*Apis mellifera*) an der Futterstelle. Dissertation Univ. Zürich.
- LEWTSCHENKO, I.A. (1959): The return of bees to the hive. (In Russian). *Russ.Pechelov.* 36: 38-40.
- MAUPER, B. (1980): Die visuelle Lokalisation der Honigbiene (*Apis mellifera*) anhand eines experimentell variierbaren Landmarkenpanoramas. Dissertation Univ. Zürich.
- McFARLAND, MUNZ, W.N. (1974): The visible spectrum during twilight and its implications in vision. In: *Light as an Ecological Factor. II.*; eds. G.G. EVANS, R. BAINBRIDGE, O. RACKHAM; pp. 249-270. Blackwell Scientific Publ.: Oxford, London.
- MENZEL, R. (1967): Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*). *Z.vergl.Physiol.* 56: 22-62.
- MENZEL, R. (1968): Das Gedächtnis der Honigbiene für Spektralfarben: I. Kurzzeitiges und langzeitiges Behalten. *Z.vergl.Physiol.* 60: 82-102.

- MENZEL, R. (1969): Das Gedächtnis für Spektralfarben. II. Umlernen und Mehrfachlernen. *Z.vergl.Physiol.* 63: 290-309.
- MENZEL, R., BLAKERS, M. (1976): Colour receptors in the bee eye - morphology and spectral sensitivity. *J.comp.Physiol.* 108: 11-33.
- RAU, P. (1929): Experimental studies in the homing of carpenter and mining bees. *J.comp.Physiol.* 9: 35-70.
- RUTTNER, F., RUTTNER, H. (1966): Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. III. Flugweite und Flugrichtung der Drohnen. *Z.Bienenforsch.* 8: 332-354.
- SACHS, L. (1973): Angewandte Statistik. Springer: Berlin, Heidelberg.
- SAKAGAMI, S.F. (1956): Zur Wahrnehmungspsychologie der optischen Dressur bei der Honigbiene. I. Dressierbarkeit gegen kontrastarme Figur gestellt auf kontrastreichen Grund. *J.Fac. Sci.Hokkaido Univ.Ser.* 6: 333-361.
- SCHNEIDER, F. (1952): Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen. *Mitt.Schweiz.Ent.Ges.* 25: 269-340.
- TINBERGEN, N. (1932): Ueber die Orientierung des Bienenwolfs (*Philanthus triangulum*). *Z.vergl.Physiol.* 16: 305-334.
- TINBERGEN, N., KRUYT, W. (1938): Ueber die Orientierung des Bienenwolfs (*Philanthus triangulum* Fabr.). III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken. *Z.vergl.Physiol.* 25: 292-334.
- WEHNER, R. (1972): Pattern modulation and pattern detection in the visual system of Hymenoptera. In: *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods*; ed. R. WEHNER: pp. 183-194. Springer: Berlin, Heidelberg, New York.
- WEHNER, R. (1979): Mustererkennung bei Insekten: Lokalisation und Identifikation visueller Objekte. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.* 72: 19-41.
- WEHNER, R. (1981): Spatial vision in arthropods. In: *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. VII/6C; ed. H. AUTRUM; pp. 287-616. Springer: Berlin, Heidelberg, New York.
- WEHNER, R., FLATT, I. (1975): Visual fixation in freely flying bees. *Z.Naturforsch.* 32c: 469-471.
- ZERRAHN, G. (1933): Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene. *Z.vergl.Physiol.* 20: 117-150.



## CURRICULUM VITAE

Violette-Victoria Pelzer

- 16.9.56 In Zürich geboren, als Tochter des Manfred Pelzer von Aarau (AG) und seiner Gattin Annamaria Pelzer, geborene Steiner
- 1963-71 Besuch der Primar- und Sekundarschule in Wallisellen (ZH)
- 1971-75 Besuch des mathematisch-naturwissenschaftlichen Gymnasiums in Wetzikon (ZH). Abschluss mit der Matura Typ c im Herbst 1975
- 1975-80 Studium an philosophischen Fakultät II. der Universität Zürich mit Hauptfach Zoologie
- 1980 Abschluss des Studiums. Diplomarbeit mit dem Thema: "Visuelle Fixation bei der Honigbiene (*Apis mellifera*)", ausgeführt unter der Leitung von Prof. Dr. R. Wehner
- 1981-85 Dissertation: "Die Bedeutung von Helligkeits- und Farbkontrast bei der Erkennung und Lokalisation der Futterquelle anhand künstlicher Nahmarken: Verhaltensexperimente mit *Apis mellifera*", ausgeführt unter der Leitung von Prof. Dr. R. Wehner

Dozenten bei denen Vorlesungen, Praktika und Uebungen besucht wurden:

R. Bachofen, G. Bächli, E. Batschelet, J. Biegert, K. Biener, M. Birnstiel, H. Briegel, E. Brun, H. Burla, P.S. Chen, C. Claude, C.D.K. Cook, I. Deak, N. Dieringer, A. Dübendorfer, C.H. Eugster, D. Felix, N. Greeff, M. Greuter, V. Henn, H.R. Hohl, R. Humbel, H. Jungen, J. Kägi, H. Keller, R. Keller, J. Kohl, St. Kubik, E. Kubli, E. Kuhn-Schnyder, H. Kummer, W. Lichtensteiger, V. Meyer, B. Nievergelt, R. Nöthiger, H.R. Oswald, D. Rast, H. Rieber, O. Rohweder, V. Schmid, W. Schmid, M.V. Srinivasan, R. Staub, A. Stolba, K. Strebel, J.-D. Tacier, P. Tardent, D.C. Turner, H. Wanner, R. Wehner, C. Weissmann, K. Widmer, V. Ziswiler.













